



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

**Caracterización y comparación de patrones
espaciotemporales y nichos ecológicos de la múnida
(*Pleuroncodes monodon*) y la anchoveta (*Engraulis
ringens*) en el mar peruano desde 1998 hasta 2013**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en
Hidrobiología y Pesquería

AUTOR

Martin Angel SANTIVÁÑEZ YUFFRA

ASESORES

Marco Antonio ESPINO SÁNCHEZ

Arnaud BERTRAND

Lima, Perú

2017



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Santivañez, M. (2017). *Caracterización y comparación de patrones espaciotemporales y nichos ecológicos de la múnida (*Pleuroncodes monodon*) y la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el mar peruano desde 1998 hasta 2013*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGO CON MENCIÓN EN HIDROBIOLOGÍA Y PESQUERÍA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN DE TESIS)

Siendo las 18:30 horas del 28 de abril de 2017, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del jurado formado por los profesores que suscriben, se dio inicio a la sesión para optar al Título Profesional de Biólogo con mención en **Hidrobiología y Pesquería** de **MARTIN ANGEL SANTIVÁÑEZ YUFFRA**.


Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° 011-EPCB-2017, el titulado expuso su tesis: "CARACTERIZACIÓN Y COMPARACIÓN DE PATRONES ESPACIOTEMPORALES Y NICHOS ECOLÓGICOS DE LA MÚNIDA (*Pleuroncodes monodon*) Y LA ANCHOVETA (*Engraulis ringens*) EN EL MAR PERUANO DESDE 1998 HASTA 2013", y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 18, calificativo:

Sobresaliente con Honor


Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el Título Profesional de Biólogo con mención en **Hidrobiología y Pesquería** a **MARTIN ANGEL SANTIVÁÑEZ YUFFRA** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 18:30 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 28 de abril de 2017.


Blgo. **ROGER QUIROZ BAZAN**
(PRESIDENTE)


Dr. **MARCO ESPINO SANCHEZ**
(ASESOR)


Blga. **CARMEN YAMASHIRO GUINOZA**
(MIEMBRO)


Blga. **MARIBEL BAYLON CORITIMA**
(MIEMBRO)

AGRADECIMIENTOS

A toda la gente que labora en la dirección de Pesca del Instituto del Mar del Perú (IMARPE), en particular en el Área Funcional de Hidroacústica. Muchas gracias por otorgarme los datos con los que elaboré esta tesis, por permitirme trabajar y navegar con ustedes (¡más del 50% de esta tesis fue escrita en la mar!). En especial, muchas gracias por la amistad brindada.

Al profesor Marco Espino por aceptar ser el asesor de esta tesis y por todas las enseñanzas dentro y fuera del pregrado.

Al ingeniero Mariano Gutiérrez por su ayuda desinteresada. Muchas gracias por todas esas explicaciones de acústica, por siempre responder a mis consultas y por tomarse el trabajo de revisar mis extensos borradores.

A Arnaud Bertrand. Muchas gracias por la paciencia de leer las “hipótesis” que escribía en el pregrado, por enseñarme que la acústica es una de las mejores herramientas para hacer ecología pesquera, por recomendarme innumerables lecturas y aconsejarme que aprenda estadística. De no haber seguido todas estas sugerencias hubiera sido imposible haber realizado esta tesis.

A mi familia. A mis hermanos Christian y Diego, pero sobre todo a Ana María, mi mamá, por siempre respetar y apoyar mis decisiones. Sin su ayuda y comprensión probablemente hubiera desistido de estudiar Biología.

A mis amigos con quienes estudié el pregrado, en particular a Carlos, Raúl y Mirian. Gracias por todo muchachos, su amistad es invaluable.

ABREVIATURAS

Generales.-

EBUS: Ecosistema de afloramiento costero del Este.

MP: Mar Peruano.

HCS: Sistema de la corriente de Humboldt.

NHCS: Parte norte del HCS.

ZMO: Zona mínima de oxígeno.

m: Metro.

mn: Milla náutica.

BIC: Buque de investigación científica.

EP: Embarcación pesquera.

UBM: Unidad básica de muestreo (en este estudio, 1 mn²)

DAFQ: Datos ambientales físicos y químicos.

Masas de agua.-

ACF: Aguas costeras frías.

ASS: Aguas subtropicales superficiales.

AMCS: Aguas de mezcla 1 (mezcla entre ACF y ASS).

ATS: Aguas tropicales superficiales.

AES: Aguas ecuatoriales superficiales.

AMECS: Aguas de mezcla 2 (mezcla entre ACF, ASS, ATS y AES).

ASA: Aguas templadas subantárticas.

AMRC: Aguas de mezcla 3 (mezcla entre las ACF y las aguas provenientes de los ríos).

Acústica.-

KHz: Kilo Hertz.

dB: Decibel.

σ_{bs} : Sección media retrodispersante.

TS: Fuerza de blanco.

Sv: Volumen acústico retrodispersado.

NASC: Coeficiente náutico de retrodispersión acústica.

FL: Fluid-like (zooplankton compuesto por eufáusidos y copépodos calanoida).

Índices poblacionales e indicadores de masas de agua.-

sA: Biomasa acústica total de una población.

AO: Área ocupada por una población.

Ss: Índice de ocupación espacial.

Clust: Índice de conglomeración.

CG: Centro de gravedad (CGx: componente longitudinal; CGy: componente latitudinal).

I: Inercia

IGC: Índice global de colocación.

wmAO: Área ocupada por una determinada masa de agua.

wmDC: Distancia a la costa promedio de una determinada masa de agua.

wmPREF: Índice de preferencia hacia una determinada masa de agua.

Estadística.-

VMC: Vecino más cercano.

ACC: Análisis de correlación cruzada.

GAM: Modelo aditivo generalizado.

PRS: Curvas regresivas penalizadas.

PCA: Análisis de componentes principales.

p: Coeficiente de correlación de Pearson.

Log: Logaritmo natural.

Variables ambientales.-

TSM: Temperatura superficial del mar.

SSM: Salinidad superficial del mar.

OSM: Oxígeno disuelto superficial del mar.

_{prof}OXI: Profundidad de la oxiclina.

_{biom}ZPK: Biomasa del zooplancton tipo Fluid-Like.

DBP: Distancia al borde de la plataforma continental.

DC: Distancia a la costa.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	i
ABREVIATURAS.....	ii
ÍNDICE.....	v
LISTA DE TABLAS.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	x
LISTA DE ANEXOS.....	xiv
RESUMEN.....	xv
ABSTRACT.....	xvi
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO I: MARCO TEÓRICO.....	3
I.1.- EL ECOSISTEMA.....	3
I.1.1.- Contexto oceanográfico.....	3
I.1.2.- Contexto biológico.....	6
I.2.- ESPECIES ESTUDIADAS.....	10
I.2.1.- La anchoveta.....	10
I.2.2.- La múnida.....	13
I.3.- ACÚSTICA.....	16
I.4.- HERRAMIENTAS ESTADÍSTICAS.....	20
I.4.1.- Herramientas para interpolar datos ambientales.....	20
El variograma.....	21
Kriging.....	22
Método del vecino más cercano (VMC).....	23
I.4.2.- Herramientas para caracterizar la distribución de las especies.....	23
Abundancia acústica total (sA).....	24
Área ocupada (AO).....	25

Índice de concentración espacial de la biomasa (Ss).....	25
Índice de conglomeración (Clust).....	26
Centro de gravedad (CG).....	28
Inercia (I).....	28
Índice global de colocación (IGC).....	30
Índice de preferencia por las masas de agua (wmPREF).....	31
I.4.3.- Modelos aditivos generalizados (GAM).....	32
CAPÍTULO II: HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	34
II.1.- HIPÓTESIS.....	34
II.2.- OBJETIVOS.....	34
CAPÍTULO III: MATERIALES Y MÉTODOS.....	35
III.1.- ADQUISICIÓN DE LOS DATOS.....	35
III.1.1.- Datos acústicos.....	36
III.1.2.- Datos ambientales.....	38
III.2.- ANÁLISIS DE DATOS.....	38
III.2.1.- Pretratamiento de los datos.....	39
Análisis exploratorio.....	39
Generación de datos ambientales finales.....	39
III.2.2.- Procesamiento de los datos finales.....	40
Obtención de índices.....	40
Análisis de masas de agua.....	42
Análisis de series de tiempo.....	42
Síntesis de nichos a escala local (~1 mn).....	43
CAPÍTULO IV: RESULTADOS.....	47
IV.1.- DISTRIBUCIÓN GENERAL DE LOS DATOS.....	47
IV.2.- MASAS DE AGUA.....	49

IV.2.1.- Distribución de la anchoveta dentro de las masas de agua.....	50
IV.2.2.- Distribución de la múnida dentro de las masas de agua.....	52
IV.3.- SERIES DE TIEMPO.....	54
IV.3.1.- Índices de abundancia y distribución espacial.....	55
Abundancia acústica total (sA).....	55
Área ocupada (AO).....	56
Índice de concentración espacial de la biomasa (Ss).....	57
Índice de conglomeración (Clust).....	58
Centro de gravedad (componente longitudinal, CGx).....	60
Centro de gravedad (componente latitudinal, CGy).....	61
Inercia (I).....	62
Índice global de colocación (IGC).....	63
IV.3.2.- Indicadores de masas de agua (wmAO y wmDC).....	64
IV.3.3.- Preferencia por las masas de agua (wmPREF).....	66
IV.3.4.- Relación entre los índices poblacionales y los indicadores de masas de agua.....	68
IV.4.- SÍNTESIS DE NICHOS A ESCALA LOCAL (~1 mn).....	69
Temperatura superficial (TSM).....	69
Salinidad superficial (SSM).....	70
Oxígeno disuelto superficial (OSM).....	70
Profundidad de la oxiclina (_{prof} OXI).....	71
Biomasa del macrozooplancton tipo Fluid-like (_{biom} ZPK).....	72
Distancia al borde de la plataforma (DBP).....	72
Interacciones entre especies a escala local.....	74
CAPÍTULO V: DISCUSIÓN.....	75
V.1.- PATRONES ESPACIO-TEMPORALES DE LA MÚNIDA Y LA ANCHOVETA EN	

EL MP.....	75
VI.2.- RELACIÓN DE LA MÚNIDA Y LA ANCHOVETA CON LAS MASAS DE AGUA SUPERFICIALES DEL MP.....	78
VI.3.- SÍNTESIS DE NICHOS A ESCALA LOCAL (~1 mn).....	81
CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	85
VI.1.- CONCLUSIONES.....	85
VI.2.- RECOMENDACIONES.....	86
BIBLIOGRAFÍA.....	87
ANEXOS.....	101

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Familias de distribución y funciones de enlace utilizados en los GAMs implementados en este trabajo.

Tabla 2. Nomenclatura y criterio de clasificación de las masas de agua.

Tabla 3: Clasificación, magnitud y duración de los eventos El Niño y La Niña que incidieron en el periodo de estudio.

Tabla 4: Resultados de los GAM univariados de la relación entre la presencia/ausencia de las especies estudiadas y las variables ambientales.

Tabla 5: Resultados de los GAM univariados de la relación entre el logaritmo del NASC de las especies estudiadas y las variables ambientales.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Izquierda: sistema de corrientes del Pacífico Sureste. Derecha: proceso de afloramiento en el HCS en eventos El Niño y La Niña.

Figura 2. Masas de agua presentes en el HCS entre finales de 1997 e inicios de 1999.

Figura 3. Izquierda: Perfil vertical de oxígeno disuelto mostrando los componentes de la ZMO: la oxiclina (franja ploma) y el núcleo hipóxico. Derecha: profundidad de la oxiclina (isolíneas) y grosor de la ZMO (barra de colores) en el HCS.

Figura 4. Estructura comunitaria del fitoplancton en el HCS en un evento La Niña en invierno (A), en un evento la Niña en verano (B) y en un evento El Niño (C). La longitud de la flecha horizontal representa la intensidad del viento; la de la flecha vertical, la intensidad del afloramiento. La capa ploma representa la cantidad de agua rica en nutrientes que se encuentra por debajo de la termoclina. La línea punteada es la profundidad de la capa de mezcla.

Figura 5. Comportamiento del zooplancton según la fase del día. Izquierda: distribución vertical de la biomasa del copépodo *Eucalanus inermis* y del eufáusido *Euphausia mucronata*, componentes dominantes del zooplancton migratorio en el HCS. Derecha: mapas de distribución de la biomasa del macrozooplancton en el verano del 2005.

Figura 6. Izquierda: muestra de anchoveta obtenida en verano de 2015. Derecha: niveles jerárquicos de auto-organización de la anchoveta y factores que los influyen según la escala espacial.

Figura 7. Composición dietaria de la anchoveta (verde: diatomeas, crema: otros fitopláncteres, rojo: copépodos calanoida, amarillo: eufáusidos, plomo: otros zoopláncteres) en función a la estructura de tallas (A), latitud (B), distancia al borde de la plataforma (C) y ciclo nictimeral (D).

Figura 8. Izquierda: muestra de múnida obtenida en verano de 2015. Derecha: huevos pedunculados mostrando el desarrollo embrionario (A-D) y larvas recién eclosionadas de múnida (E).

Figura 9. Izquierda: especímenes de *P. monodon* colectados en aguas chilenas (arriba) y aguas peruanas (abajo). Derecha: tallas anuales promedio de múnida proveniente de Chile y Perú.

Figura 10. Ecograma Sv de 120 kHz tomado en otoño de 2016. Se aprecian cardúmenes de anchoveta juvenil (ANCP), caballa (CAB), enjambres de múnida (MUN) y macrozooplancton tipo Fluid-like (nube azul), así como la profundidad a la cual se encuentra la oxiclina y el fondo marino.

Figura 11. Izquierda: ecograma Sv de 120 kHz y perfil vertical de oxígeno disuelto generado a partir de datos de CTD. Nótese que la profundidad a la cual se alcanza el 98% de la biomasa acumulada de la comunidad epipelágica (VEEC) coincide con la profundidad a la que se encuentra el límite inferior de la oxiclina. Derecha: algoritmo diseñado para aislar enjambres de macrozooplancton tipo Fluid-like a partir de ecogramas Sv de 38 y 120 kHz.

Figura 12. Niveles jerárquicos de agregación propios de las especies pelágicas gregarias: núcleo, cardumen, clúster y población.

Figura 13. Izquierda: Distribución del NASC de anchoveta por UBM en el invierno-primavera de 2013. Centro: cálculo del *Sacum*. Derecha: obtención del Ss.

Figura 14. Izquierda: Estimación de la función K de Ripley. Derecha: Gráfico de la función K de Ripley (panel inferior) cuando la distribución estudiada (panel superior) es uniforme (A), aleatoria (B) o parchada (C).

Figura 15. Representación del centro de gravedad y la inercia de una población hipotética.

Figura 16. Cálculo del índice global de colocación en situaciones diversas.

Figura 17. Derrotero del crucero acústico 110204.

Figura 18. Izquierda: Ecograma Sv de 120 KHz mostrando el cálculo del NASC de múnida (categoría acústica MUN) en un UBM. Derecha: Parte de una bitácora acústica de 120 kHz.

Figura 19. Metodología para los análisis de series de tiempo. 1) Cálculo del índice por crucero. 2) Generación de promedios anuales. 3) Extracción de la tendencia mediante LOESS y comparación gráfica de las series de ambas especies. 4) Comparación estadística de las series mediante análisis de correlación cruzada (ACC).

Figura 20. Metodología para la síntesis de nichos ecológicos. 1) Obtención de variable binaria de presencia/ausencia (panel superior) y normalización del NASC (panel inferior). 2) Comparación gráfica entre los GAM con familia de distribución binomial y función de enlace logístico (panel superior) y con familia de distribución normal y función de enlace identidad (panel inferior) de ambas especies.

Figura 21. Histogramas y Q-Q plots de los valores NASC de anchoveta y múnida y de la biomasa del zooplancton FLuid-like.

Figura 22. Histogramas de las variables ambientales abióticas.

Figura 23. Panel superior: porcentaje del área ocupada por cada masa de agua (wMAO) en los 44 cruceros. Panel inferior: wMAO de las ACF (izquierda), ASS (centro) y AMCS (derecha) en cruceros donde se desarrollaron eventos El Niño, La Niña y en condiciones normales.

Figura 24. Panel superior: porcentaje de la abundancia (izquierda) y del área ocupada (derecha) por la anchoveta dentro de cada masa de agua en los 44 cruceros. Panel inferior: relación entre la abundancia y el área ocupada por la anchoveta en las ACF (izquierda), ASS (centro) y AMCS (derecha).

Figura 25. Panel superior: porcentaje de la abundancia (izquierda) y del área ocupada (derecha) por la múnida dentro de cada masa de agua en los 44 cruceros. Panel inferior: relación entre la abundancia y el área ocupada por la múnida en las ACF (izquierda), ASS (centro) y AMCS (derecha).

Figura 26. Izquierda: series de tiempo anuales de la abundancia acústica total (sA). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Figura 27. Izquierda: series de tiempo anuales de la proporción del área ocupada (AO). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Figura 28. Izquierda: series de tiempo anuales del índice de ocupación espacial (Ss). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Figura 29. Izquierda: series de tiempo anuales del índice de conglomeración (Clust). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Figura 30. Izquierda: series de tiempo anuales del componente longitudinal del centro de gravedad (CGx). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Figura 31. Izquierda: series de tiempo anuales del componente latitudinal del centro de gravedad (CGy). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Figura 32. Izquierda: series de tiempo anuales de la inercia (I). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Figura 33. Izquierda: Distribución horizontal de los UBM con presencia de anchoveta (azul), múnida (rojo) y ambas especies (verde) tomados en los 44 cruceros. Derecha: serie de tiempo anual del índice global de colocación (IGC).

Figura 34. Series de tiempo anuales del porcentaje del área ocupada (wmAO, panel superior) y la distancia a la costa promedio (wmDC, panel inferior) de las ACF (líneas verdes), ASS (líneas azules) y AMCS (líneas celestes).

Figura 35. Series de tiempo anuales del índice de preferencia (wmPREF) por las ACF (líneas verdes), ASS (líneas azules) y AMCS (líneas celestes) de la anchoveta (panel superior) y la múnida (panel intermedio). Panel inferior (izquierda): series de tiempo anuales de la preferencia por las ACF (prefACF) de la anchoveta (líneas negras) y la múnida (líneas rojas). Panel inferior (derecha): análisis de correlación cruzada entre la tendencia de las series de prefACF.

Figura 36. Análisis de componentes principales (PCA) entre las series de tiempo de los índices poblacionales (flechas negras) de múnida (izquierda) y anchoveta (derecha) y las series de los indicadores de masas de agua (flechas azules).

Figura 37. GAMs de la presencia/ausencia de las especies estudiadas respecto a la temperatura superficial del mar (TSM, panel superior izquierdo), salinidad superficial del mar (SSM, panel superior intermedio), oxígeno disuelto superficial del mar (OSM, panel superior derecho), profundidad de la oxiclina (profOXI, panel inferior izquierdo), logaritmo de la biomasa del macrozooplancton Fluid-like (Log (Biomasa Zpk FL), panel inferior intermedio) y la distancia al borde de la plataforma (DBP, panel inferior derecho).

Figura 38. GAMs del logaritmo de la abundancia acústica (Log (NASC+1)) de las especies estudiadas respecto a la temperatura superficial del mar (TSM, panel superior izquierdo), salinidad superficial del mar (SSM, panel superior intermedio), oxígeno disuelto superficial del mar (OSM, panel superior derecho), profundidad de la oxiclina (profOXI, panel inferior izquierdo), logaritmo de la biomasa del macrozooplancton Fluid-like (Log (Biomasa Zpk FL), panel inferior intermedio) y la distancia al borde de la plataforma (DBP, panel inferior derecho).

Figura 39. GAMs de la probabilidad de presencia (izquierda) y el Log (NASC+1) de la anchoveta (derecha) respecto al Log (NASC+1) de la múnida. Las líneas negras son las relaciones modeladas. Las bandas plomas son los intervalos de confianza al 95%. Las barras negras ubicadas en el eje x indican la posición de los datos.

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1: distribución de los NASC por UBM de la anchoveta en cada crucero.

Anexo 2: distribución de los NASC por UBM de la múnida en cada crucero.

Anexo 3: distribución de las masas de agua por UBM en cada crucero.

Anexo 4: perfiles de concentración de la biomasa utilizados para calcular el índice Ss de la anchoveta por crucero.

Anexo 5: perfiles de concentración de la biomasa utilizados para calcular el índice Ss de la múnida por crucero.

Anexo 6: curvas k-empíricas de la anchoveta por crucero.

Anexo 7: curvas k-empíricas de la múnida por crucero.

Anexo 8: índices poblacionales y de preferencia por las masas de agua de la anchoveta calculados por cada crucero.

Anexo 9: índices poblacionales y de preferencia por las masas de agua de la múnida calculados por cada crucero.

Anexo 10: índice global de colocación e indicadores de la dinámica de las masas de agua calculados por cada crucero.

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue describir y comparar los patrones espacio-temporales y nichos ecológicos de la múnida (*Pleuroncodes monodon*) y la anchoveta (*Engraulis ringens*) en el Mar Peruano (MP). Se analizó las series de tiempo de siete índices que describieron las dinámicas de agregación, abundancia y distribución espacial de ambas poblaciones. Se investigó mediante un índice de preferencia la dependencia de ambas poblaciones por las masas de agua del MP. A escala local (~1 milla náutica) se sintetizó mediante modelos aditivos generalizados los nichos ecológicos de cada especie relacionando su distribución con la temperatura (TSM), salinidad (SSM), oxígeno disuelto (OSM), profundidad de la oxiclina (_{prof}OXI), distancia al borde de la plataforma (DBP) y biomasa del macrozooplancton (_{biom}ZPK). Los resultados mostraron que, en el MP, las poblaciones de múnida y anchoveta tienen una dinámica espacio-temporal similar ya que seis de los siete índices poblacionales estuvieron positivamente correlacionados. Se determinó que la múnida (al igual que la anchoveta) sigue la Hipótesis del Hábitat ya que su dinámica poblacional está correlacionada con las fluctuaciones de su hábitat preferido: las Aguas Costeras Frías. A escala local, las variables que más influyeron en la distribución de la múnida fueron la _{biom}ZPK, DBP y _{prof}OXI. Respecto a la anchoveta, las variables más influyentes fueron la DBP y _{prof}OXI. Los parámetros abióticos clásicos (TSM, SSM y OSM) tuvieron poca influencia en la distribución de ambas especies. La relación entre la distribución de ambas especies con la SSM, OSM y DBP fue similar, aunque la múnida se encontró más cerca al borde de la plataforma que la anchoveta. La relación con la TSM, _{prof}OXI y _{biom}ZPK fue diferente en cada especie: la múnida estuvo distribuida en las aguas más frías disponibles, con ausencia de macrozooplancton y donde la oxiclina se encontró a profundidades entre 25 y 40 m. La anchoveta se distribuyó en un amplio rango de temperaturas, donde la oxiclina fue lo más somera posible y la abundancia del macrozooplancton fue moderada.

ABSTRACT

The aim of this work was to describe and compare the spatio-temporal patterns and ecological niches of red squat lobster (*Pleuroncodes monodon*) and anchovy (*Engraulis ringens*) in the Peruvian Sea (MP). Time series of seven indices that describes the aggregation, abundance and spatial distribution dynamics of both populations was analyzed. With the use of a preference index, it was investigated the dependence of both populations to the water masses of MP. At local scale (~1 nautical mile) ecological niches of both species was characterized using generalized additive models. It was modelled the relationships between the distribution of both species and temperature (TSM), salinity (SSM), dissolved oxygen (OSM), oxycline depth (_{prof}OXI), distance to the shelf break (DBP) and macrozooplankton biomass (_{biom}ZPK). Results show that, in MP, red squat lobster and anchovy populational dynamics are similar due to six of the seven populational indexes was positively correlated. It was determined that red squat lobster (as the same as anchovy) follow the Habitat Based Hypothesis because its populational dynamics are correlated with the fluctuations of its preferred habitat: the Cold Coastal Waters. At local scale, the most influential variables in the distribution of red squat lobster was _{biom}ZPK, DBP and _{prof}OXI. In the case of anchovy, DBP and _{prof}OXI was the most influential variables. Classical abiotic parameters (TSM, SSM and OSM) had very low influence in the distribution of both species. Relationships between the distribution of both species and SSM, OSM and DBP was similar, with red squat lobster distributed more close to the shelf break than anchovy. Relationships with TSM, _{prof}OXI and _{biom}ZPK differs between species: red squat lobster was distributed in the coolest water available, with absence of macrozooplankton and oxycline depth between 25-40 m. Anchovy was distributed in a broad temperature range, where the oxycline was the shallowest and macrozooplankton biomass was moderate.

INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas de afloramiento costero del este (EBUS) los pequeños pelágicos, en particular las especies explotadas como los peces cupleiformes y los crustáceos de la familia Muninidae son los componentes más abundantes de la producción terciaria (Robinson *et al.*, 2004; Chávez *et al.*, 2008). En Perú y Chile se encuentra el ecosistema de la corriente de Humboldt (HCS), cuya parte norte (NHCS) presenta la más alta producción terciaria de todos los EBUS (Chávez *et al.*, 2008), a pesar de tener una productividad primaria moderada (Carr y Kearns, 2003). Dicha producción se ve reflejada principalmente en los desembarques de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*), especie cuya explotación da lugar a la pesquería monoespecífica más grande del mundo (Fréon *et al.*, 2008). Junto a la anchoveta, otro pequeño pelágico que presenta altas biomásas y una amplia distribución espacial en el NHCS es un crustáceo comúnmente conocido en Perú como la múnida (*Pleuroncodes monodon*), un componente frecuente de las capturas incidentales asociadas a los recursos pelágicos (Franco, 2003). Después del evento El Niño de 1997-1998, la biomasa de ambas especies se disparó (Bertrand *et al.*, 2004a, Gutiérrez *et al.*, 2007, Gutiérrez *et al.*, 2008), paralelamente a la expansión de las aguas costeras frías (ACF) (Swartzman *et al.*, 2008). Debido a ello, se considera que ambas especies son competidoras (Gutiérrez *et al.*, 2008), con lo que, frente a una hipotética reducción de su hábitat producto de la variabilidad natural del ecosistema o como consecuencia del cambio climático, una especie podría llevar a la otra a la extinción (Parrish *et al.*, 1997; May y McLean, 2007). A pesar de ello y que desde los 40's se ha notado que tiene una importancia tremenda en su ecosistema (Del Solar, 1942), la múnida no ha sido bien estudiada en el Mar Peruano (MP, dominio peruano del NHCS) debido a que no es una especie explotada en este país-aunque en aguas chilenas sostiene una pesquería desde hace más de tres

décadas (Roa *et al.*, 1997)-, lo que impide dilucidar cuál es el rol exacto que esta especie cumple en su ecosistema.

En vista de que la accesibilidad a la pesca de las poblaciones marinas explotadas está en función de la dinámica espacial y temporal de las mismas (Bertrand, 2006), la cual a su vez es una respuesta a la variabilidad de los componentes bióticos (predadores, presas, competidores, etc.), abióticos (temperatura, salinidad, oxígeno, etc.) y antropogénicos (mortalidad por pesca, polución) con los cuales interactúa en el ecosistema a diferentes escalas de observación (Levin, 1992), la necesidad de generar conocimiento sobre los componentes no explotados del ecosistema para incluirlo en el manejo de los recursos pesqueros es preponderante (Link, 2002). Por ello, las investigaciones que busquen dilucidar los patrones espacio-temporales de comportamiento de la múnida, quien como ya se dijo es considerada competidora de la anchoveta en el MP, determinar qué parámetros ambientales constituyen su nicho y buscar similitudes entre su comportamiento y el de la anchoveta producirá información que contribuirá a mejorar el manejo de la pesquería de esta última mediante la aplicación de un enfoque ecosistémico (Pikitch *et al.*, 2004). Este conocimiento también podrá ser tomado en cuenta al momento de sentar las bases para establecer una pesquería formal sobre la múnida en aguas de dominio peruano, ya que la gran abundancia de este crustáceo así como su composición bioquímica idónea para el desarrollo de productos en diversas industrias hacen de ella un recurso con alto potencial para ser explotado.

En este contexto, el objetivo de este trabajo fue describir y comparar mediante el análisis de datos colectados en 44 cruceros realizados por el Instituto del Mar del Perú entre 1998 y 2013 los patrones poblacionales espacio-temporales y nichos ecológicos de la múnida y de la anchoveta en el MP.

CAPÍTULO I: MARCO TEÓRICO

1.- EL ECOSISTEMA

1.1.- Contexto oceanográfico

El HCS se encuentra en la parte noreste del océano Pacífico Sur. La dinámica de esta parte del océano depende principalmente del anticiclón del Pacífico Sudeste, el cual genera, mediante diferencias de presión, el sistema de vientos que fluyen en las costas peruano-chilenas (Thiel *et al.*, 2007). El movimiento de agua producido por el arrastre de estos vientos da origen a la circulación oceánica del HCS, la cual se inicia cuando la corriente del Pacífico Sur (comúnmente conocida como West Wind Drift) llega a la costa, donde se ramifica hacia el sur rumbo al cabo de Hornos y hacia el norte rumbo al ecuador. A este brazo norte se le conoce como la corriente de Humboldt (HC) y constituye el componente más alejado de la costa (~75-85°W) del sistema de corrientes del HCS. Esta corriente fluye paralelamente a las costas peruano-chilenas hasta los 7°S, donde se defleca y alimenta a la corriente subecuatorial (SEC), la cual fluye hacia el oeste en paralelo al ecuador (Tomzack y Godfrey, 2013). Aproximadamente a los 23°S, debido a los forzantes atmosféricos locales, la HC genera una pequeña ramificación, la cual constituye la corriente costera peruana (PCC). En la plataforma continental fluye hacia el sur una corriente de aguas subsuperficiales que se origina en el ecuador y llega hasta los 35°S: la contracorriente peruano-chilena (PCCC), conocida también como la corriente de Cromwell (Thiel *et al.*, 2007) (Figura 1, izquierda). Cuando las aguas costeras superficiales son advectadas hacia el oeste por acción de los vientos alisios (vientos débiles y estables que soplan con dirección al ecuador) y la fuerza de Coriolis se genera un vacío, el cual es llenado por las aguas subsuperficiales ricas en nutrientes para la producción primaria (debido a que están en contacto con el fondo marino) que transporta la PCCC mediante el

transporte Ekman (Cushman- Roisin y Beckers, 2011); este proceso es comúnmente conocido como afloramiento costero (Bakun, 1996) y es característico de todos los EBUS. Debido a su cercanía al ecuador, los afloramientos en el HCS se dan casi permanentemente. Sin embargo, muestran variabilidad estacional (más intensos en invierno y más débiles en verano) e interanual, especialmente en los regímenes ENSO (intensos en eventos La Niña y débiles en eventos El Niño) (Figura 1, derecha).

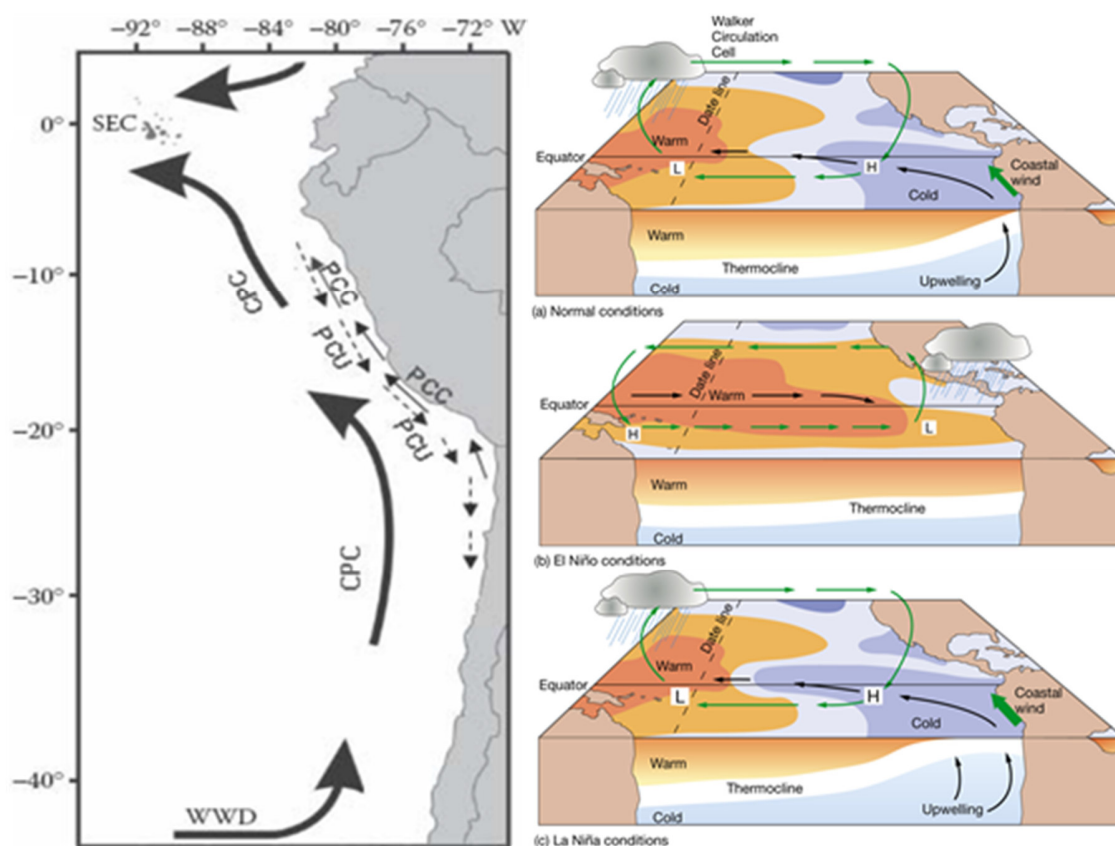


Figura 1. Izquierda: sistema de corrientes del Pacífico Sureste (Thiel *et al.*, 2008). Derecha: proceso de afloramiento en el HCS en condiciones neutrales, El Niño y La Niña (http://geophile.net/Lessons/oceans/ocean-circulation_07.html).

Las aguas transportadas por estas corrientes que comparten similares características físicas y químicas constituyen las masas de agua (Wyrki, 1967). Generalmente se encuentran cuatro masas de agua en el HCS (Zuta y Guillén, 1970; Morón y Sarmiento, 2001; Bertrand *et al.*, 2004): las aguas costeras frías (ACF), las aguas subtropicales

superficiales (ASS), las aguas ecuatoriales superficiales (AES) y las aguas tropicales superficiales (ATS), junto con la mezcla entre estas cuatro aguas (AMECS) y la mezcla entre las ACF y las ASS (AMCS) (Figura 2). Ocasionalmente, aguas generadas en el borde norte de la Antártida (ASA) alcanzan las costas peruanas (Morón y Sarmiento, 2001; Swartzman *et al.*, 2008).

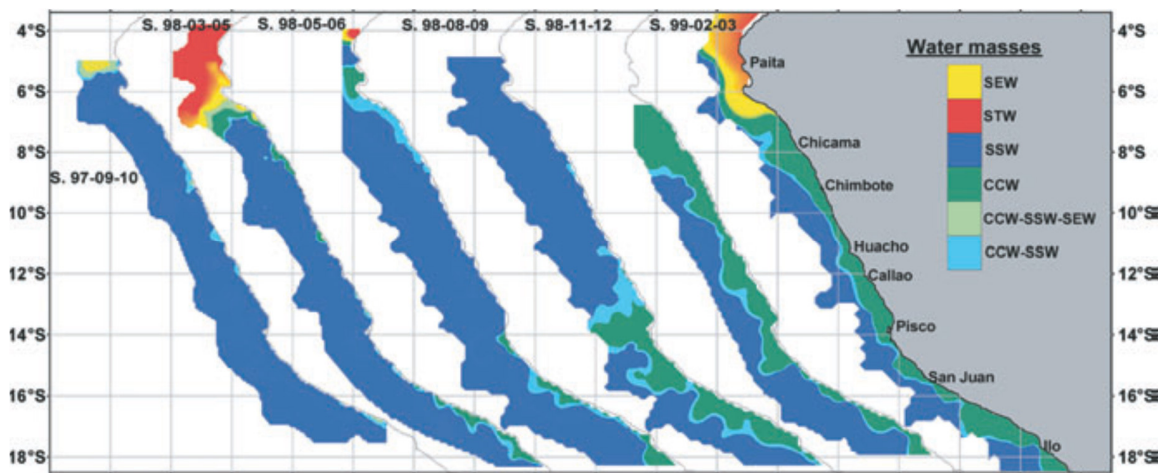


Figura 2. Masas de agua presentes en el HCS entre finales de 1997 e inicios de 1999 (Bertrand *et al.*, 2004).

Junto con los afloramientos costeros, los EBUS se distinguen de otros ecosistemas marinos por la distribución vertical del oxígeno disuelto en sus aguas, encontrándose dos capas características: una oxigenada, delgada y superficial, en la cual se encuentra la mayoría de la producción terciaria, y otra hipóxica y gruesa, la zona de mínimo oxígeno (ZMO), en donde se llevan a cabo procesos de nitrificación, denitrificación y anammoxia (Paulmier *et al.*, 2006; 2008) (Figura 3, izquierda). En el HCS, el volumen de la ZMO es el cuarto más largo de las seis regiones permanentemente hipóxicas del mundo, constituyendo aproximadamente el 11% del total de aguas hipóxicas del planeta (Fuenzalida *et al.*, 2009). El núcleo de esta ZMO se encuentra en el centro de la costa peruana y su límite superior, la oxiclina (caracterizada por un alto gradiente de oxígeno disuelto) es muy somero (se ubica a profundidades menores o iguales a 100 m) en la plataforma continental (Paulmier

et al., 2006; Fuenzalida *et al.*, 2009; Bertrand *et al.*, 2010) (Figura 3, derecha). La oxiclina constituye entonces una barrera para la mayoría de los organismos intolerantes a la hipoxia (Bertrand *et al.*, 2010), aunque algunas especies se han adaptado a vivir temporalmente debajo de ella buscando refugio de sus predadores (Antezana, 2009) o para perseguir a sus presas (Alegre *et al.*, 2014).

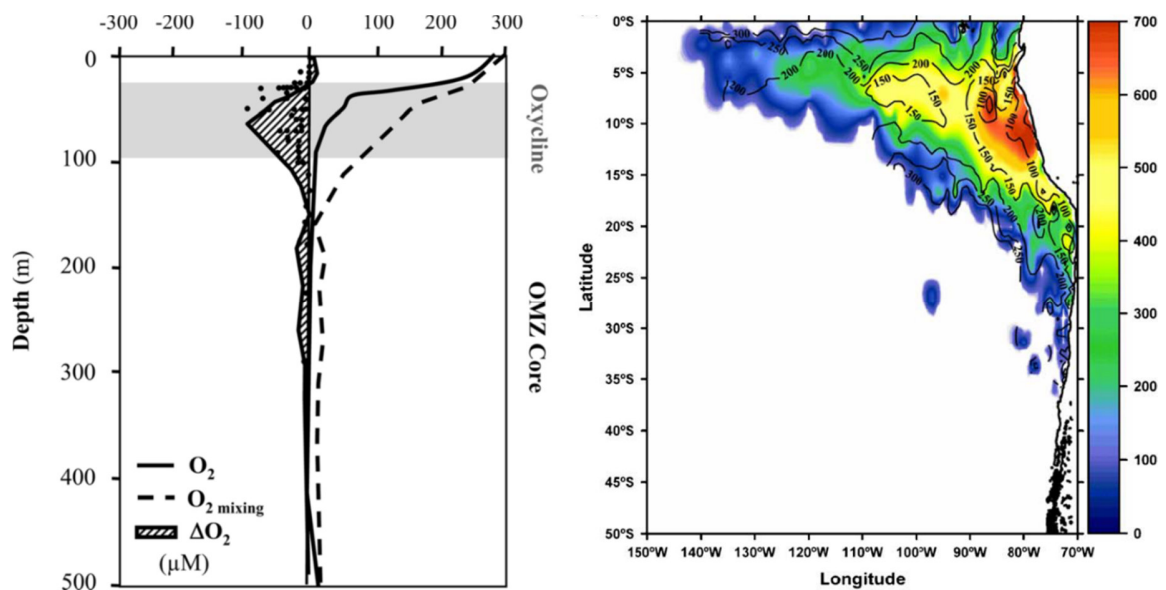


Figura 3. Izquierda: Perfil vertical de oxígeno disuelto mostrando los componentes de la ZMO: la oxiclina (franja ploma) y el núcleo hipóxico (Paulmier *et al.*, 2006). Derecha: profundidad de la oxiclina (isolineas) y grosor de la ZMO (barra de colores) en el HCS (Fuenzalida *et al.*, 2009).

1.2.- Contexto biológico

La alta productividad primaria que presentan los EBUS se debe a que las aguas más superficiales (por ende más intensamente iluminadas) son 'cargadas' con una gran cantidad de nutrientes provenientes de las aguas subsuperficiales debido a los procesos de afloramiento (Tomzack *et al.*, 2005). Entonces, es de esperar que la variabilidad del fitoplancton se encuentre en fase con la de la intensidad de los afloramientos. Sin embargo, no es el caso del HCS, donde la clorofila-a (indicador de productividad primaria) es alta en verano y baja en invierno, lo cual se opone al ciclo estacional de la intensidad de los

afloramientos costeros. Una explicación a esta paradoja es que la capa en donde son descargados los nutrientes del fondo marino y donde se da la mayor producción de fitoplancton, la capa de mezcla (Olivieri y Chávez, 2000), al profundizarse en invierno e inicios de verano hace que la densidad de fitoplancton se diluya (disminuye la cantidad de individuos o de biomasa por unidad de medida) y que los individuos ubicados en la parte inferior de esta capa no dispongan de suficiente luz para hacer fotosíntesis, mientras que entre febrero y marzo la capa de mezcla se someriza, con lo cual se ingresan nutrientes a la capa eufótica, llevando a un aumento súbito de la biomasa fotosintética (Echevin *et al.*, 2008). La estructura de las comunidades fitoplanctónicas en el HCS parece estar determinada por las masas de agua, siendo las diatomeas la comunidad dominante en las ACF, mientras que los dinoflagelados dominan en las ATS (Ochoa *et al.*, 2010) (Figura 4). Inclusive, algunas especies de dinoflagelados habitan en un único tipo de masa de agua, por lo cual se les utiliza como indicadores de las mismas (Sánchez, 2000).

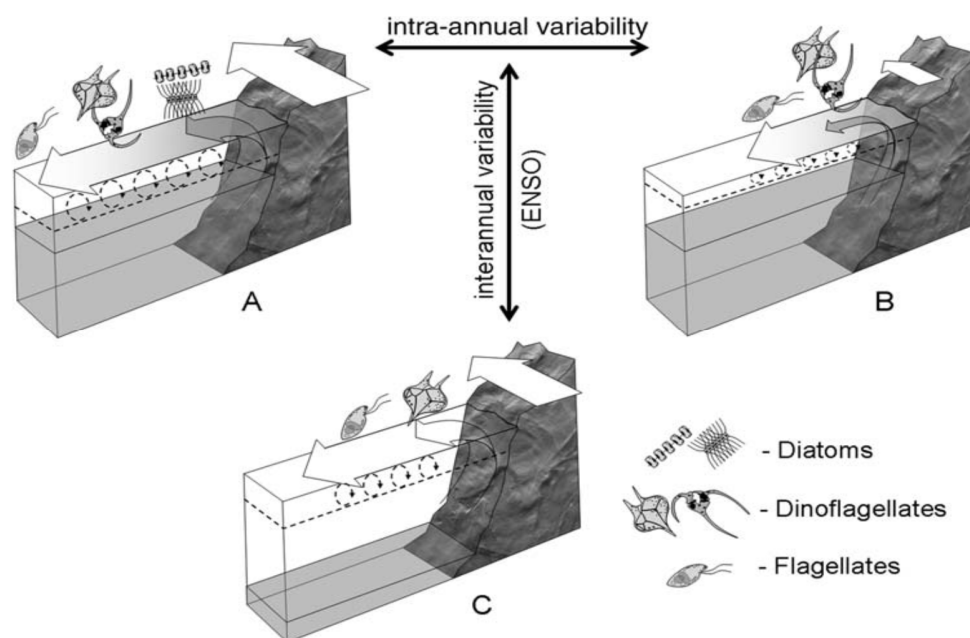


Figura 4. Estructura comunitaria del fitoplancton en el HCS en un evento La Niña en invierno (A), en un evento la Niña en verano (B) y en un evento El Niño (C). La longitud de la flecha horizontal representa la intensidad del viento; la de la flecha vertical, la intensidad del afloramiento. La capa ploma representa la cantidad de agua rica en nutrientes que

se encuentra por debajo de la termoclina. La línea punteada es la profundidad de la capa de mezcla (Ochoa *et al.*, 2010).

La producción secundaria en el HCS está compuesta principalmente por copépodos, eufáusidos y quetognatos (Ayón *et al.*, 2008). Sin embargo, cerca de la costa la composición de la producción secundaria es altamente heterogénea a causa de la presencia de larvas meroplanctónicas de especies bentónicas (poliquetos, moluscos, equinodermos, etc.) y del ictioplancton (Criales-Hernández *et al.*, 2008). Debido a las migraciones nictimerales verticales que realizan ciertos grupos zooplanctónicos, en particular los eufáusidos (Antezana, 2009; Escribano, 2009), la biomasa de macrozooplancton estimada en la noche es 79% más alta que la estimada en el día, durante el cual el macrozooplancton migratorio forma una capa a 200 metros de profundidad (Ballón *et al.*, 2011) (Figura 5, izquierda). Dentro de la plataforma continental, la biomasa y talla de los eufáusidos y grandes copépodos aumenta al encontrarse más cerca al borde de la misma, mientras que en el talud y en el océano abierto estas se disparan (Ballón *et al.*, 2011). A lo largo de la costa, estos zoopláncteres son más abundantes en el norte (Figura 5, derecha), probablemente porque la presión de predación es mucho menor en estas latitudes que en el resto del HCS (Ayón *et al.*, 2008; Ballón *et al.*, 2011).

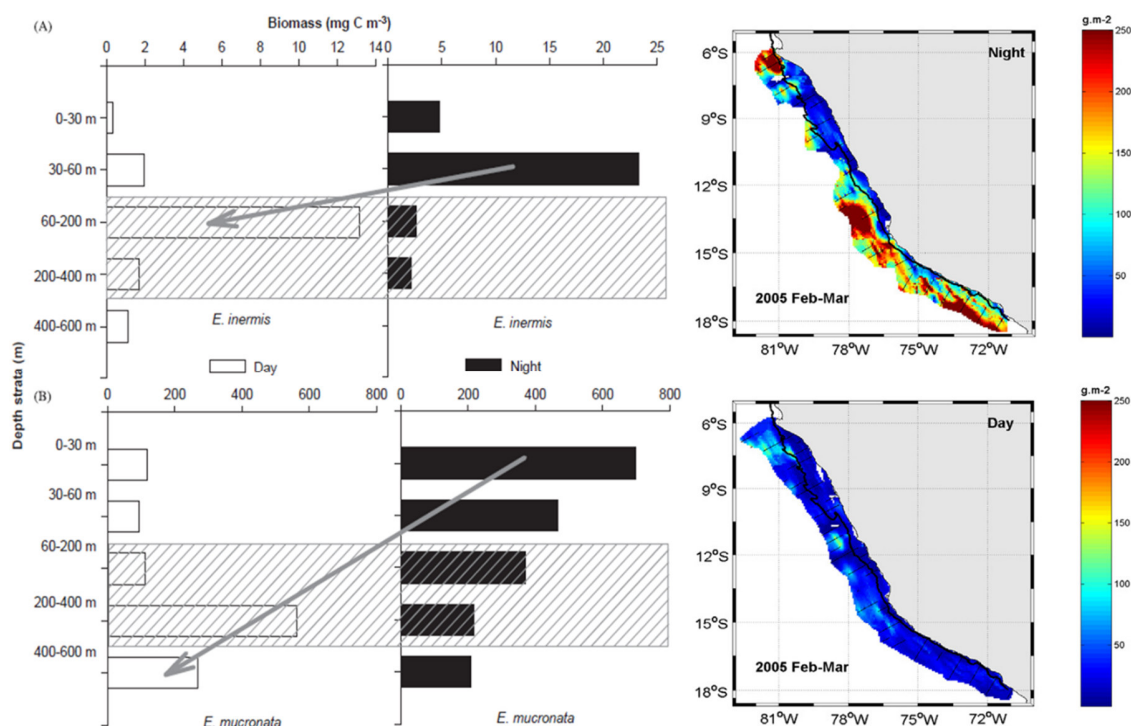


Figura 5. Comportamiento del zooplancton según la fase del día. Izquierda: distribución vertical de la biomasa del copépodo *Eucalanus inermis* y del eufáusido *Euphausia mucronata*, componentes dominantes del zooplancton migratorio en el HCS (Escribano, 2009). Derecha: mapas de distribución de la biomasa del macrozooplancton en el verano del 2005 (Ballón *et al.*, 2011).

La producción terciaria en el HCS es la más alta de todos los EBUS (Chávez *et al.*, 2008). Se ha tratado de atribuir esta producción a algunas particularidades del HCS: su cercanía al ecuador, sus afloramientos casi permanentes, el volumen de su ZMO, su oxiclina somera, y por poseer la variabilidad a mesoescala menos intensa y más estable de todos los EBUS (Bakun y Weeks, 2008; Chávez *et al.*, 2008). Una investigación reciente (Brochier *et al.*, 2011) demostró que el HCS tiene las más altas tasas (respecto a los otros EBUS) de retención de ictioplancton y de concentración de alimento, lo cual implica tasas de supervivencia y reproducción muy superiores a las de los otros EBUS. Ya que estas tasas de retención y concentración son una función de la actividad de mesoescala que se da en la costa (Brochier *et al.*, 2011) esta última sería entonces la principal responsable de la alta producción terciaria del HCS. Aparte de la anchoveta y de la múnida (y, hasta inicios de los

2000's, la sardina (*Sardinops sagax*)), los principales componentes de la producción terciaria (en términos de biomásas) son el jurel (*Trachurus murphyi*), la caballa (*Scomber japonicus*) y los peces mesopelágicos de las familias Myctophidae y Phosichthyidae, siendo el más abundante de ellos la vinciguerría (*Vinciguerría lucetia*).

Los predadores tope que podemos encontrar en el HCS son el *Homo sapiens* (mediante su flota pesquera), la pota (*Dosidicus gigas*), los lobos marinos chuscos (*Otaria flavescens*) y finos (*Arctocephalus australis*) y las aves guaneras representadas por el piquero peruano (*Sula variegata*) y el cormorán o guanay (*Phalacrocorax bougainvillii*). Se ha demostrado que el *H. sapiens* realiza trayectorias de Lévy para buscar a sus presas (Bertrand *et al.*, 2005), y es probable que las aves guaneras también presenten este comportamiento (Quiroz, 2011).

2.- ESPECIES ESTUDIADAS

2.1.- La anchoveta

La anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) (Figura 6, izquierda) es un pez epipelágico costero del orden clupeiformes y pertenece a la familia Engraulidae, tiene una esperanza de vida de 4 años y sus desoves se dan a lo largo de la costa desde agosto hasta marzo en escenarios normales (periodos no ENSO: ni El Niño ni El Viejo), con un pico mayor en primavera (agosto-octubre) y uno menor en verano (febrero-marzo) (Buitrón y Perea, 2000). Es una especie gregaria que presenta varios niveles de agregación en diferentes escalas espaciales de observación, siendo la necesidad de auto-organizarse (motivaciones sociales) el factor principal que determina las agregaciones a niveles jerárquicos inferiores (desde el individuo hasta antes del cardumen) mientras que la necesidad de adaptarse al ambiente es más importante en la regulación de las agregaciones que se dan a niveles jerárquicos superiores (después del cardumen hasta la población entera), aunque ambos

factores tienen influencia similar en la formación de los cardúmenes (nivel jerárquico intermedio, Bertrand *et al.*, 2008) (Figura 6, derecha).

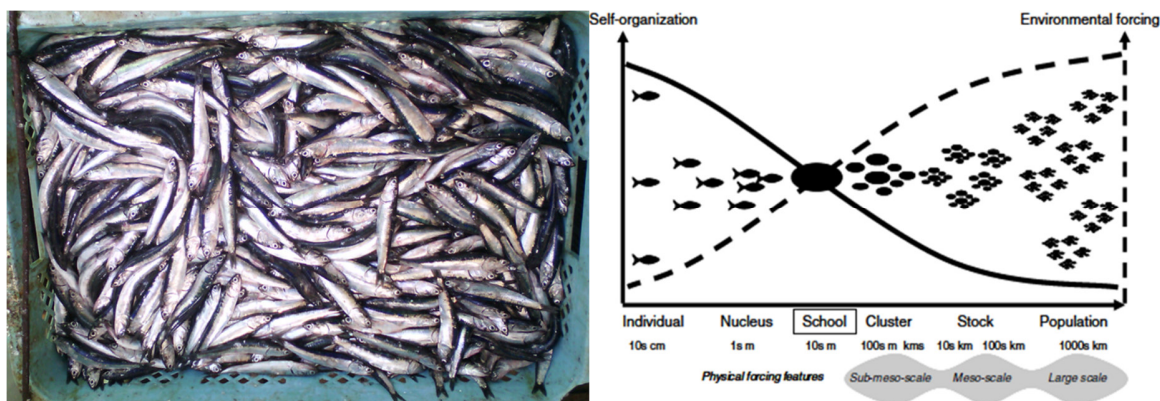


Figura 6. Izquierda: muestra de anchoveta (*Engraulis ringens*) obtenida en verano de 2015 (el autor). Derecha: niveles jerárquicos de auto-organización de la anchoveta y factores que los influyen según la escala espacial (Bertrand *et al.*, 2008).

Sus biomásas suelen ser las más altas entre las especies que conforman la producción terciaria del HCS (Chávez *et al.*, 2008). Su fuente principal de calorías (98%) proviene del macrozooplancton, en particular de los eufáusidos y de los grandes copépodos (Espinoza y Bertrand, 2008). Las proporciones de los componentes de la dieta de la anchoveta son función de su ontogenia (estructura de tallas) y de la variabilidad espacio-temporal de su hábitat (Espinoza y Bertrand, 2014) (Figura 7). La estrategia de forrajeo preferida por esta especie (debido a que es más barata en términos de consumo de energía) es la masticación de partículas grandes. La estrategia de filtración de partículas pequeñas es menos frecuente y permite consumir fitoplancton que contiene oligoelementos específicos (Espinoza y Bertrand, 2008).

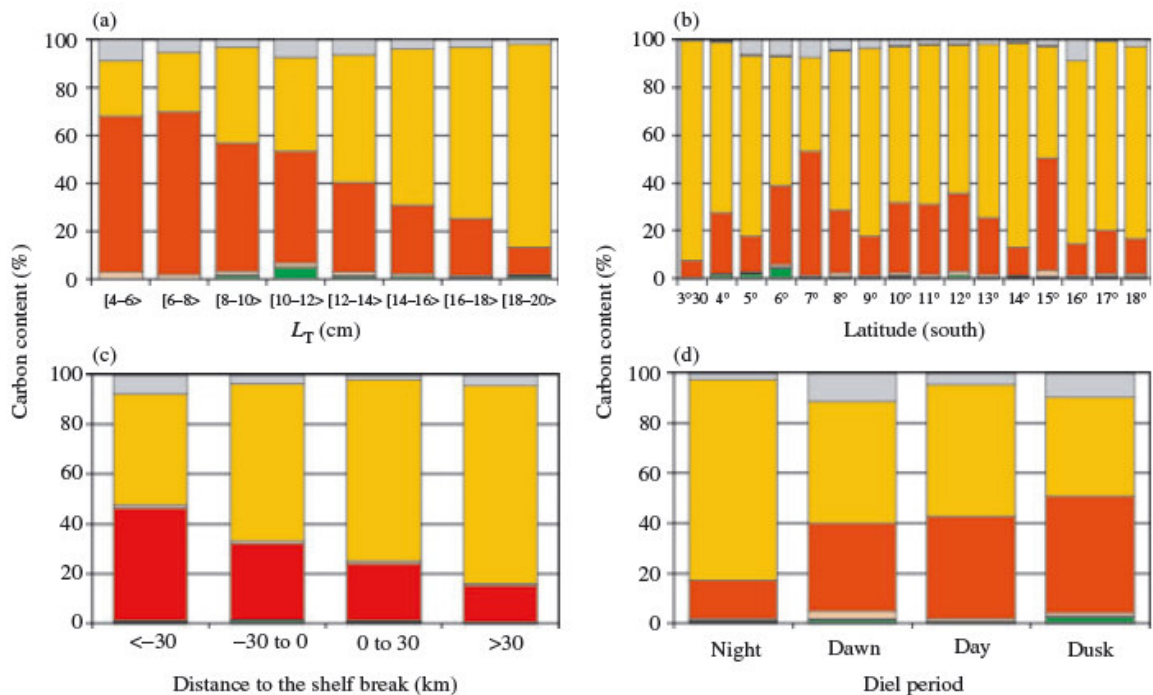


Figura 7. Composición dietaria de la anchoveta (verde: diatomeas, crema: otros fitopláncteres, rojo: copépodos calanoida, amarillo: eufáusidos, plomo: otros zoopláncteres) en función a la estructura de tallas (A), latitud (B), distancia al borde de la plataforma (C) y ciclo nictimeral (D) (Espinoza y Bertrand, 2014).

Seguendo la hipótesis del hábitat (Bertrand *et al.*, 2004, 2008), la abundancia y distribución espacial de la anchoveta no depende solamente de su estado poblacional, sino de la expansión/contracción de su hábitat 'preferido' (Swartzman *et al.*, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2008): las ACF poco oxigenadas y abundantes en euphausiidos y copépodos grandes. En efecto, durante el evento El Niño 1997-1998 la anchoveta estuvo distribuida casi exclusivamente en los pocos 'refugios' cerca de la costa donde había ACF, en los cuales mantuvo su estructura poblacional aunque modificó su comportamiento reproductivo (Buitrón y Perea, 2000), desovando en julio, justo cuando El Niño empezó a debilitarse y las ACF se expandieron súbitamente. Esta estrategia aseguró una baja mortalidad larval a la anchoveta y por ende altas tasas de reclutamiento, con lo cual se explica el repentino incremento post El Niño 1997-1998 de la biomasa de esta especie (Bertrand *et al.*, 2004). Todas estas características reflejan la plasticidad adaptativa de la anchoveta en el MP, la

cual sería la respuesta a una de las tantas paradojas que hacen tan interesante a este ecosistema: cómo una especie sedentaria y que soporta tanta presión de predación (desde el huevo hasta el adulto) de diversos componentes del ecosistema (peces, pota, lobos marinos, aves, humanos) puede alcanzar altas biomásas en tan poco tiempo (Espinoza y Bertrand, 2008).

2.2.- La múnida

La múnida, langostino colorado o camaroncito rojo (*Pleuroncodes monodon*) (Figura 8, izquierda) es un crustáceo del orden decapoda y pertenece a la familia Munididae (perteneció a la familia Galatheididae hasta 2010 (Ahyong *et al.*, 2010)). Los miembros de esta familia suelen presentar altas biomásas en los EBUS (Longhurst *et al.*, 1967; Robinson *et al.*, 2004). En efecto, las biomásas estimadas de la múnida suelen ser las más altas entre las especies que componen la producción terciaria en el MP después de la anchoveta (Gutiérrez *et al.*, 2008). Presenta dimorfismo sexual: en los machos, el primer par de patas está modificado para sostener a la hembra durante la fecundación, donde el macho rocía sus gametos sobre los huevos pedunculados que se encuentran en el abdomen de la hembra. Los huevos fecundados permanecen fijos al abdomen hasta que el embrión se transforme en larva zoea I, momento en el que eclosionan (Franco, 2003). Con esta estrategia, la mortalidad de los embriones es prácticamente la misma que la mortalidad de un adulto (la madre), lo cual garantiza que casi todos individuos sobrevivan hasta alcanzar el primer estadio larval (Figura 8, derecha). En el Pacífico sudeste (también se encuentra en Costa Rica (e.g. Hernáez y Wehrtmann, 2014)) la múnida se distribuye desde los 43°S en las islas Chiloé (Chile) hasta los 7°S en Perú (Acuña *et al.*, 2003).

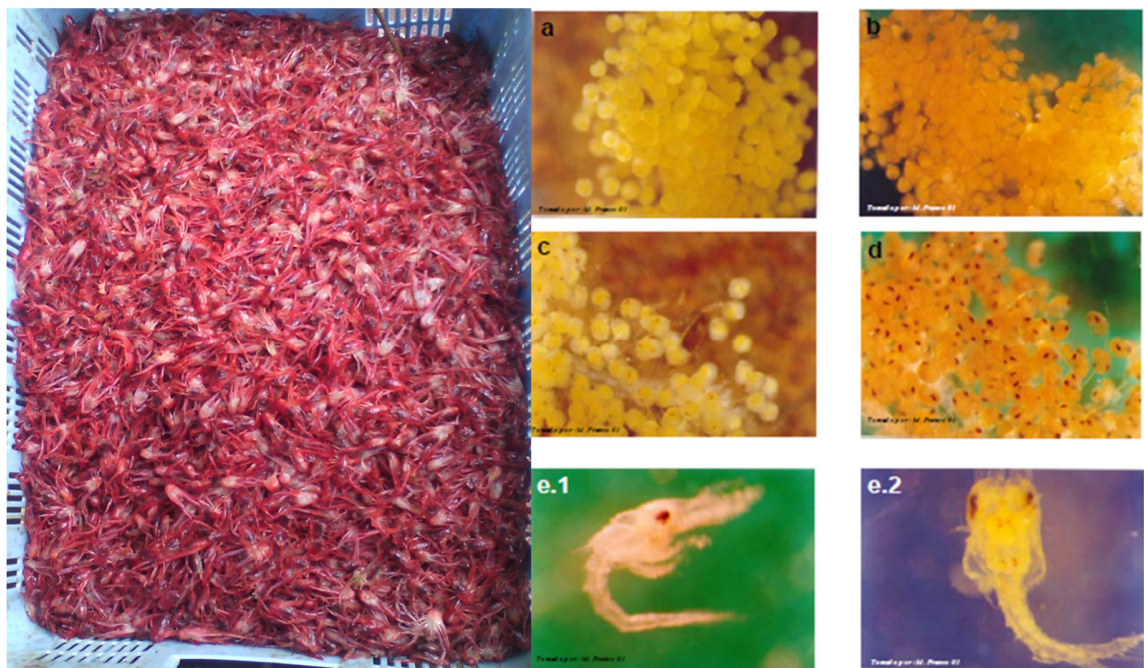


Figura 8. Izquierda: muestra de múnida (*Pleuruncodes monodon*) obtenida en verano de 2015 (el autor). Derecha: huevos pedunculados mostrando el desarrollo embrionario (A-D) y larvas recién eclosionadas de múnida (E) (Franco, 2003).

Existen dos grandes diferencias entre la múnida que se encuentra desde Perú hasta aproximadamente los 25°S en Chile (en adelante, múnida del norte) (Barbieri *et al.*, 2001) y la que se encuentra en el centro-sur del mar chileno (en adelante, múnida del sur): la múnida del norte desarrolla todo su ciclo de vida en el subsistema pelágico y sus tallas son muy pequeñas (10.8 mm a 28 mm de longitud de caparazón en adultos) (Franco, 2003). En cambio, la múnida del sur desarrolla solamente sus etapas larvales en el subsistema pelágico, mientras que los individuos juveniles y adultos son bentodemersales (Gallardo *et al.*, 1992, Yannicelli y Castro, 2013). Además los tamaños que alcanzan los especímenes del sur son mucho mayores a los del norte (27.1 mm a 36.6 mm de longitud de caparazón en adultos) (Roa y Tapia, 1998) (Figura 9).

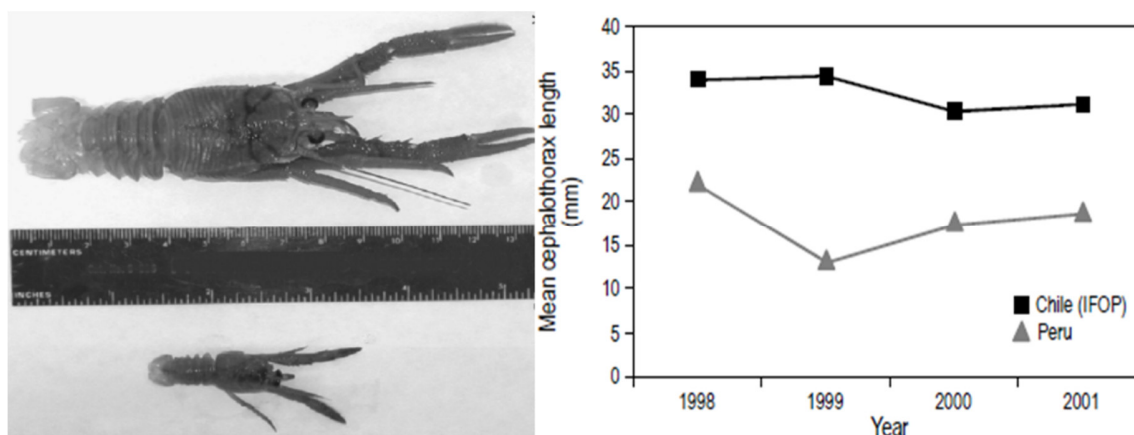


Figura 9. Izquierda: especímenes de *P. monodon* colectados en aguas chilenas (arriba) y aguas peruanas (abajo) (Haye *et al.*, 2010). Derecha: tallas anuales promedio de múnida proveniente de Chile y Perú (Franco, 2012).

Estas diferencias condujeron a pensar que se estaba ante dos especies distintas, pero un análisis genético demostró que es una sola especie quien habita las aguas de ambos países (Haye *et al.*, 2010). Dicho estudio sugiere que las diferencias entre las dos formas que presenta la múnida se deben a que esta especie posee plasticidad fenotípica, esto es, la habilidad de un organismo de alterar su fisiología, morfología y/o desarrollo en respuesta a cambios en su ambiente (Callahan *et al.*, 1997). En invertebrados marinos, este tipo de plasticidad está asociado a especies con alto potencial de dispersión (Hollander, 2008) como la múnida. Tanto en Gutiérrez *et al.* (2008) como en Haye *et al.* (2010) se presenta la hipótesis de que el parámetro ambiental que genera el 'punto de cambio' del tipo bentodemersal al totalmente pelágico sería la profundidad de la oxiclina, la cual como ya se dijo es muy somera en todo el mar peruano y el norte del chileno, mientras que en la parte centro-sur del ecosistema marino de Chile ésta es más profunda (e.g. Helly y Levin, 2004). Según esta hipótesis, al haber un mayor rango vertical de hábitat (delimitado por la oxiclina), la biomasa de la múnida del norte tendría que ser mucho mayor que la biomasa de la múnida del sur. Sin embargo, la múnida es mucho más abundante en las aguas peruanas (el pico máximo de biomasa estimada acústicamente fue de 3.4 millones de toneladas en

el verano del 2000) que en las chilenas (210 mil toneladas de biomasa virgen) (Gutiérrez *et al.*, 2008). El porqué de esta paradoja aún no ha sido dilucidado claramente, aunque en Gutiérrez *et al.* (2008) se esboza la idea de que la múnida tomó ventaja del enfriamiento del HCS debido al régimen decadal frío conocido como La Vieja (Chávez *et al.*, 2003). Siguiendo este razonamiento, es de esperar que cuando dicho régimen termine, la abundancia de la múnida decrezca o incluso esta especie llegue a desaparecer del mar peruano.

3.- ACÚSTICA

A diferencia de las ondas ópticas o electromagnéticas, las ondas sonoras pueden recorrer largas distancias a través del agua sufriendo atenuaciones y reabsorciones muy reducidas. Entonces, los instrumentos acústicos (los cuales transmiten y reciben ondas sonoras) pueden ser utilizados para detectar peces u otros objetos más allá de nuestro rango visual. A través de los años, las técnicas acústicas se han vuelto más sofisticadas, incrementando su utilidad en las investigaciones pesqueras (Simmonds y MacLennan, 2008).

Cuando las ondas sonoras encuentran un objeto (particularmente un organismo), parte de la energía incidente se dispersa, generando una onda secundaria, la cual se propaga desde el organismo hacia todas las direcciones. La energía reflejada que regresa a la fuente sonora es conocida como 'retrodispersada' (Simmonds y MacLennan, 2008). La intensidad de la energía retrodispersada es función de las características del organismo objetivo (tamaño, forma, orientación y propiedades materiales) y de la frecuencia de la longitud de onda que lo impacta (Stanton y Chu, 2000; Korneliussen y Ona, 2003). Si se conoce la proporción de la energía incidente que es retrodispersada por un organismo particular, es posible estimar la abundancia de un grupo de organismos con características similares

(Foote, 1983). Para una frecuencia dada, la proporción de energía retrodispersada depende de la sección media retrodispersante (σ_{bs} , en m^2), definida por la siguiente ecuación:

$$\sigma_{bs} = R^2 I_b / I_i$$

Donde R es la distancia (en m) del objetivo a la cual la intensidad es medida, I_b es la intensidad retrodispersada (energía por unidad de tiempo y unidad de área) e I_i es la intensidad de la energía sonora que impacta en el objetivo. La forma logarítmica de σ_{bs} se conoce como fuerza de objetivo o fuerza de blanco (Target Strength, TS), su unidad es el decibel (dB re 1 m^2) y se obtiene mediante la siguiente ecuación (MacLennan *et al.*, 2002):

$$TS = 10 \log_{10}(\sigma_{bs})$$

Cuando la retrodispersión involucra más de un organismo, la medida acústica básica es el coeficiente de volumen retrodispersado, s_v (en m^{-1}):

$$s_v = \sum \sigma_{bs} / V_0$$

Donde σ_{bs} es la sección transversal de retrodispersión de cada blanco discreto en el volumen (en m^2) y V_0 es el volumen muestreado (en m^3) durante el tiempo transcurrido desde que un pulso (conocido como “ping”) es emitido hasta que es recibido. Generalmente, los ping son emitidos y recibidos por un transductor, dispositivo capaz de generar energía acústica a partir de energía eléctrica (emisión) y viceversa (recepción). El equivalente logarítmico del s_v es la fuerza del volumen retrodispersado S_v (en dB re m^{-1}):

$$S_v = 10 \log(s_v)$$

Un promedio de s_v es entonces calculado sobre una unidad de distancia dada (la unidad básica de muestreo (UBM)) y sobre un rango de profundidad, involucrando varios pings y un set de muestras de profundidad; el equivalente logarítmico del resultado es llamado la

fuerza promedio del volumen retrodispersado (MVBS). A partir de los valores de TS y Sv se puede generar (para cada frecuencia) ecogramas sintéticos (Korneliussen y Ona, 2003), en los cuales se puede observar los componentes bióticos y abióticos de la columna de agua muestreada (Figura 10). Finalmente, a partir del s_v se puede obtener un índice de abundancia acústica conocido como el coeficiente náutico de retrodispersión acústica (NASC, en m^2/mn^2) (MacLennan *et al.*, 2002):

$$NASC = 4\pi(1852)^2 * \left(\int_{z1}^{z2} s_v dz \right)$$

Donde z es la longitud de la columna de agua insonificada. Para objetos grandes (como la anchoveta y la múnida) es mejor utilizar el NASC como indicador de la abundancia en la columna de agua que el MVBS (Ballón, 2010). Ya que cada ping está georreferenciado, es posible estudiar cómo varía la abundancia en el tiempo y el espacio.

La importancia de la acústica en el estudio de ecosistemas tridimensionales (como los acuáticos) radica en que permite tomar en tiempo real y de forma continua y homogénea datos de casi todos los componentes biológicos del ecosistema en varias escalas de observación (mediante la elección del número de pings por UBM). Esto permite desarrollar diferentes metodologías para estudiar el comportamiento espacial y temporal de las especies sometidas a una pesquería junto con el de sus predadores (e.g. Gerlotto *et al.*, 2006), presas (e.g. Bertrand *et al.*, 2004b), competidores (e.g. Gutiérrez *et al.*, 2008) y parámetros abióticos de su hábitat (e.g. Bertrand *et al.*, 2011), lo cual contribuye a manejar dichos recursos mediante un enfoque ecosistémico.

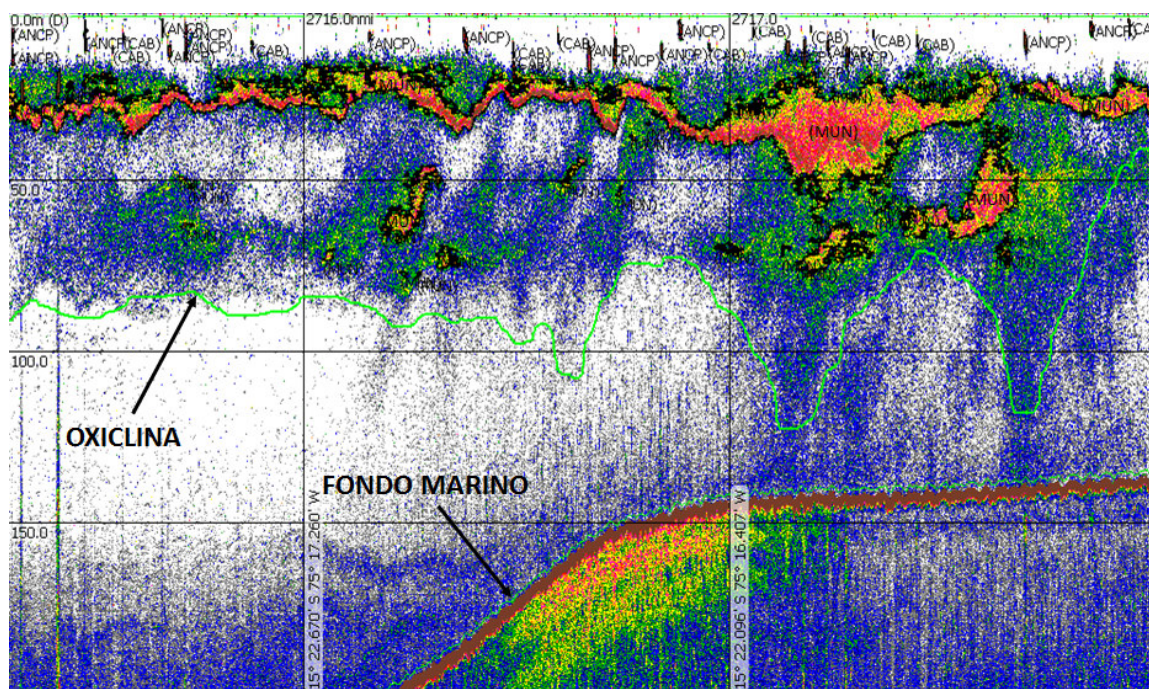


Figura 10. Ecograma Sv de 120 kHz tomado en otoño de 2016. Se aprecian cardúmenes de anchoveta juvenil (ANCP), caballa (CAB), enjambres de múnida (MUN) y macrozooplancton tipo Fluid-like (nube azul), así como la profundidad a la cual se encuentra la oxiclina y el fondo marino (elaboración propia).

Recientemente, se ha desarrollado una metodología que estima mediante datos acústicos a qué profundidad se encuentra el límite inferior de la oxiclina (límite vertical inferior del hábitat de especies epipelágicas como la anchoveta y la múnida) calculando la posición en la columna del agua en la cual se alcance el 98% de la abundancia acústica epipelágica (Bertrand *et al.*, 2010) (Figura 11, izquierda). También se ha logrado mediante un algoritmo bi-frecuencia (Ballón *et al.*, 2011) discriminar y cuantificar (a partir del MVBS) la abundancia y tamaño relativo de la múnida y del macrozooplancton tipo Fluid-like (Stanton *et al.*, 1996) cuyos componentes de mayor abundancia (eufáusidos y grandes copépodos) son como ya se dijo los ítems principales de la dieta de la anchoveta (Figura 11, derecha).

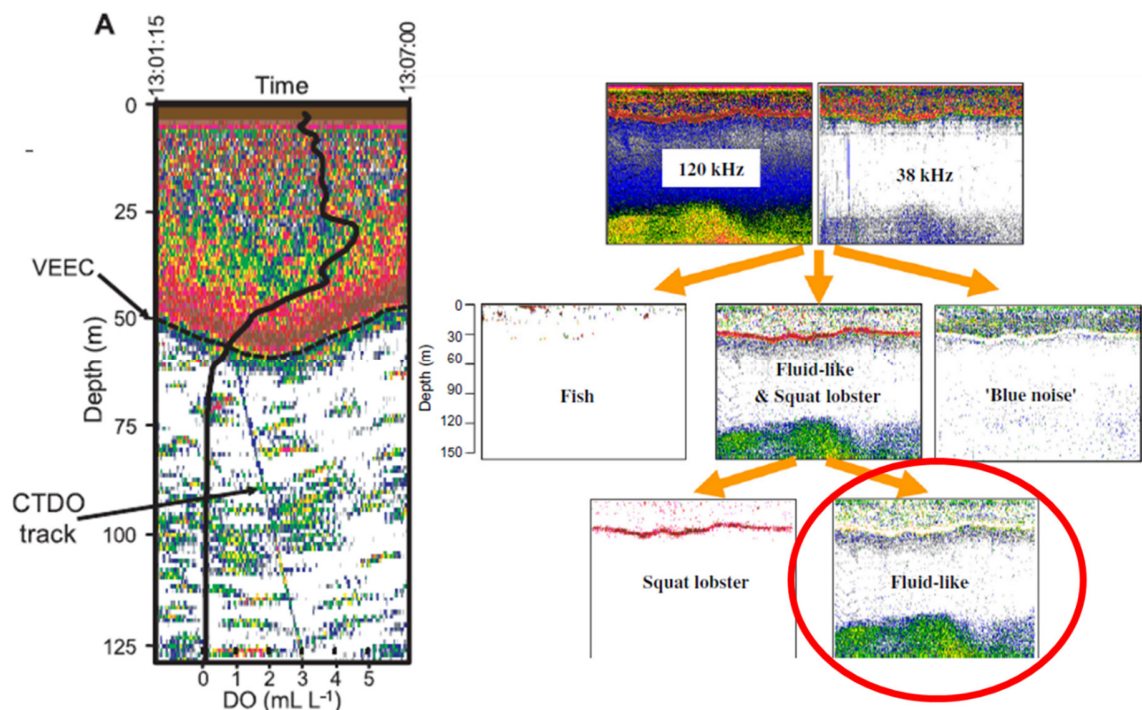


Figura 11. Izquierda: ecograma Sv de 120 kHz y perfil vertical de oxígeno disuelto generado a partir de datos de CTD. Nótese que la profundidad a la cual se alcanza el 98% de la biomasa acumulada de la comunidad epipelágica (VEEC) coincide con la profundidad a la que se encuentra el límite inferior de la oxiclina (Bertrand *et al.*, 2010). Derecha: algoritmo diseñado para aislar enjambres de múnida (Squat lobster) y macrozooplancton tipo Fluid-like a partir de ecogramas Sv de 38 y 120 kHz (Ballón *et al.*, 2011).

4.- HERRAMIENTAS ESTADÍSTICAS

Este subcapítulo está dividido en tres incisos: (I) herramientas para interpolar datos ambientales, (II) herramientas para caracterizar la distribución de las especies estudiadas y (III) modelos aditivos generalizados.

4.1.- Herramientas para interpolar datos ambientales

A diferencia de los datos acústicos, los datos ambientales físicos y químicos (DAFQs) son tomados del ecosistema de manera discontinua, por lo cual, si queremos estudiar las variables acústicas junto con las variables DAFQ tenemos dos caminos: elegir solamente los UBM donde se haya tomado DAFQs, con lo cual sesgaríamos mucha información de

las especies estudiadas, o generar (como se hizo en este trabajo), mediante interpolación, DAFQs a partir de los datos tomados del ecosistema, de tal manera que a cada UBM le corresponda un dato por cada parámetro físico y químico. El método de interpolación utilizado debe tener en cuenta que los DAFQs presentan autocorrelación espacial, es decir que la probabilidad de que los datos que son cercanos entre sí tengan valores similares es muy alta. La geoestadística permite modelar la autocorrelación espacial de estas variables mediante el uso de variogramas. Con los modelos obtenidos se puede interpolar en grillas mediante kriging para, finalmente, utilizando el método del vecino más cercano (VMC) asignarle a cada UBM el DAFQ de la grilla más cercana a él. A continuación se presenta una breve descripción de estas tres herramientas estadísticas:

El variograma

El variograma es una función de distancia que mide en promedio la variabilidad entre todos los pares de puntos, en función a la distancia que los separa (Rivoirard *et al.*, 2008). El variograma experimental representa la semivarianza $\gamma(d)$ para toda una gama de distancias d . Siendo d_{ij} la distancia entre dos puntos muestreados i y j cuyos valores (grados Celsius, unidades prácticas de salinidad, NASC, etc.) son x_i y x_j ; w_{ij} , una función de distancia que vale 1 si se encuentra dentro de la clase de distancia d , de lo contrario vale 0; y $W(d)$, la suma de los $w_{ij}(d)$. El variograma omnidireccional experimental se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$\hat{\gamma}(d) = \sum_i \sum_j \frac{w_{ij}(d)(x_i - x_j)^2}{2W(d)}$$

El siguiente paso es determinar qué modelo (variograma teórico) se ajusta mejor al variograma experimental obtenido. Un variograma teórico consta de tres partes:

-Pepita (nugget): representa el comportamiento al origen, el cual detecta la variabilidad correspondiente a microestructuras observables solamente en escalas más pequeñas que el grano utilizado para muestrear, por lo cual no pueden ser estudiadas.

-Rango: distancia en la cual la semivarianza (por ende el variograma) empieza a estabilizarse. Indica el tamaño de las estructuras detectadas en una distribución espacial.

-Meseta: valor máximo de la semivarianza $\gamma(d)$ obtenido en la muestra. Caracteriza el comportamiento del variograma a largas distancias.

De todos los modelos existentes, el esférico es el más adecuado debido a su simpleza y a que cuenta con una meseta verdadera (no asintótica) (Diggle y Ribeiro, 2007; Zuur *et al.*, 2007).

Kriging

El objetivo de cualquier método de interpolación espacial es predecir el valor de una señal $T = S(x)$ en una locación arbitraria x , usando datos observados $Y = (Y_1, \dots, Y_n)$, donde se supone que cada Y_i representa una versión ruidosa de $S(x)$. Al basarse en los parámetros de un variograma, las interpolaciones generadas mediante kriging a partir de datos con autocorrelación espacial son más robustas que las obtenidas por otros métodos basados en estadística clásica (Rivoirard *et al.*, 2008; Diggle y Ribeiro, 2007). El kriging ordinario (utilizado en este trabajo) predice el $S(x)$ mediante una combinación lineal de los Y_i :

$$S(x) = \sum a_i(x)Y_i + u$$

Donde a_i es el peso predictivo o el peso de kriging, y tiene la propiedad que $\sum a_i(x) = 1$ para cualquier x , y u es la media estimada localmente (si introduyéramos una media predeterminada al modelo estaríamos utilizando un kriging simple en vez de un kriging

ordinario). Los parámetros del variograma determinarán los valores de a_i para cada Y_i . Los Y_i que se encuentren dentro de la meseta tendrán un a_i muy cercano a 0, mientras que los que se encuentren dentro de la pepita serán los que tengan los a_i más altos, por ende contribuirán más en el cálculo de $S(x)$ (Diggle y Ribeiro, 2007). La superficie definida como el área de estudio es dividida en grillas de igual tamaño (en el caso de este estudio, cada grilla fue de $0.2^\circ \times 0.2^\circ$), generándose un dato interpolado por cada grilla. Estos datos suelen georreferenciarse tomando las coordenadas del punto medio de su grilla.

Vecino más cercano

El vecino más cercano (VMC) es un método de interpolación geométrico (utiliza distancias euclidianas) mediante el cual se le asigna a $S(x)$ el Y_i (Y_i e $Y = (Y_1, \dots, Y_n)$) cuya ubicación $x_i = (lat_i; lon_i)$ dista de la ubicación $x = (lat_0; lon_0)$ una distancia d dada por (Zuur *et al.*, 2007):

$$d = \min \left(\sqrt{(lat_i - lat_0)^2 + (lon_i - lon_0)^2} \right); i \in n$$

En este caso x es la posición de cada UBM e Y es el conjunto de datos interpolados mediante kriging de cada variable DAFQ. Entonces, mediante el VMC se obtiene un dato de cada variable ambiental por cada UBM, con lo cual es posible sintetizar nichos a escala local o generar un dato de masa de agua por cada UBM.

4.2.- Herramientas para caracterizar la distribución de las especies

Casi todas las especies presentan un comportamiento de agregación debido a que los organismos no son simples partículas que responden estocásticamente a los procesos de advección-difusión, sino que buscan agruparse para alimentarse, reproducirse o encontrar refugio de sus predadores. Es debido a este mecanismo de autocorrelación que sus distribuciones observadas no son uniformes ni aleatorias, sino en parches, regiones donde la abundancia es superior a lo que se esperaría en el caso de una distribución aleatoria

(Haury y McGowan, 1998). Aunque la distribución en parches persiste en un amplio rango de escalas (Haury *et al.*, 1978), el número, tamaño y ubicación de los parches varía en el tiempo y el espacio (Fréon *et al.*, 2005) (Figura 12).

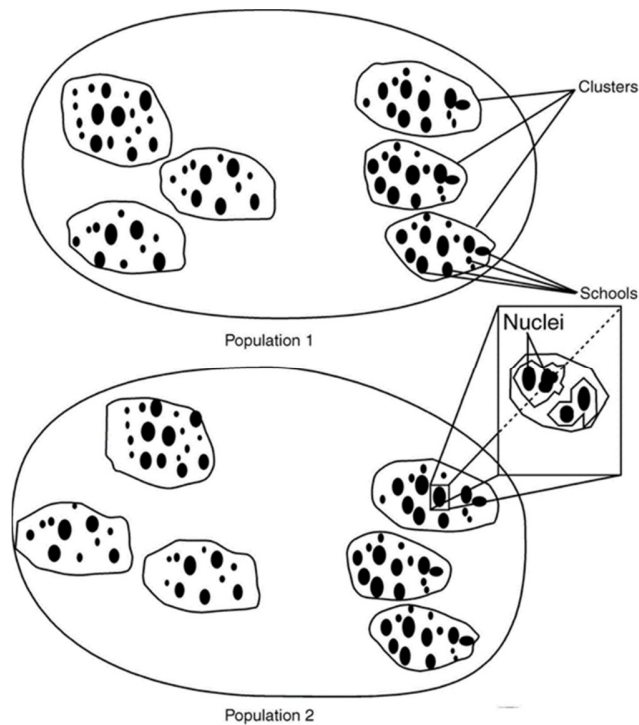


Figura 12. Niveles jerárquicos de agregación propios de las especies pelágicas gregarias: núcleo, cardumen, clúster y población (Fréon *et al.*, 2005).

Existe una gran diversidad de métodos estadísticos para caracterizar y cuantificar distribuciones espaciales de especies marinas (Petitgas, 2001; Perry *et al.*, 2002; Bez, 2007), por medio de los cuales es posible seguir su evolución temporal y compararlas con las distribuciones de otros componentes del ecosistema (Bertrand, 2006; Gutiérrez *et al.*, 2007; Swartzman *et al.*, 2008). A continuación se presentan los índices que se utilizaron en este trabajo para caracterizar las distribuciones espaciales de la anchoveta y de la múnida.

Abundancia acústica total de la población (sA)

Es la suma del NASC de todos los UBMs donde la especie estudiada esté presente. Constituye un buen proxy de la biomasa total de una población (Bertrand, 2006).

Área ocupada por la población (AO)

Se utiliza para estimar los patrones de expansión/contracción del área de distribución de una población. Este índice se calcula dividiendo el número de UBMs positivos (con presencia de la especie en cuestión) entre el número total de UBMs (Gutiérrez *et al.*, 2007).

Índice de concentración espacial de la biomasa (Ss)

Numerosos índices han sido desarrollados para estudiar cómo una población ocupa el espacio. Los más utilizados en ecología marina son el índice de Gini (Myers y Cardigan, 1995) y el índice de concentración espacial Ss (Petitgas, 1998). En este estudio se utilizó una adaptación del Ss propuesta por Bertrand (2006), el cual calcula el porcentaje del área ocupada por una población que contiene a los valores que se encuentran entre los cuantiles 90% y 100% de su abundancia. Este índice se obtiene a partir de los valores $NASC_{acum}$ que son las frecuencias acumuladas de los NASC positivos (diferentes a 0) y de los valores S_{acum} que son las frecuencias acumuladas de las áreas de cada UBM (Figura 13, centro). A continuación se plotea el $NASC_{acum}$ versus la S_{acum} junto con la función identidad (una recta con pendiente de 45°). Si la población está distribuida uniformemente la gráfica calzará perfectamente con la función identidad, de no ser así la gráfica se encontrará debajo de esta recta. El Ss es el área entre la función identidad y la curva obtenida, con un dominio ($NASC_{acum}$) entre 0 y 0.9. Para facilitar este cálculo, podemos fijar a la curva obtenida una función exponencial (Figura 13, derecha):

$$S_{acum} = a * \exp(b * NASC_{acum})$$

Con lo cual obtendremos el Ss mediante la siguiente integral:

$$Ss = \int_0^{0.9} NASC_{acum} - a * \exp(b * NASC_{acum}) = 0.405 + \frac{a}{b} (1 - \exp(0.9 * NASC_{acum}))$$

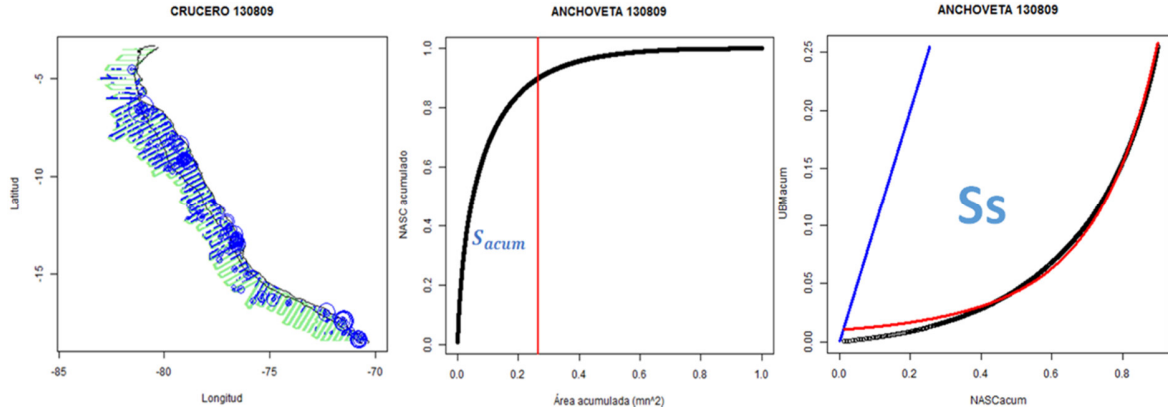


Figura 13. Izquierda: Distribución del NASC de anchoveta por UBM en el invierno-primavera de 2013. Nótese que la cantidad de círculos grandes (NASC altos) es mucho menor que la de los círculos pequeños (NASC bajos). Centro: cálculo del *Saccum*. Derecha: obtención del *Ss* (basado en Bertrand, 2006).

El *Ss* es una unidad adimensional cuyos valores oscilan entre 0 y 45 (la mitad de 90, el cuantil del 90% de la abundancia) y tiene valores más altos mientras más parchada sea la distribución de la población estudiada (Bertrand, 2006). Desde un punto de vista poblacional, este índice nos permite estudiar qué tan agregada se encuentra la distribución de una población en un momento dado.

Índice de conglomeración (Clust)

Este índice es una adaptación de la función *k* de Ripley (Venables y Ripley, 2013), la cual estima en varias escalas espaciales qué tan agregados se encuentran los componentes de una distribución. Para entender el índice de conglomeración *Clust* es necesario explicar en qué consiste la función *k* de Ripley original. Asumamos que tenemos *n* puntos distribuidos en un espacio bidimensional. Luego trazamos círculos concéntricos de *m* radios variables (por ejemplo radios de 5, 10, 15, 20 kilómetros) en cada punto (Figura 14, izquierda). Entonces, tendremos *n* círculos por cada radio *m_i*. A continuación contamos los puntos que

se encuentran dentro de cada círculo trazado y sacamos el promedio de estos conteos por cada clase de radio m_i , dichas cantidades constituyen los valores k , de tal manera que si planteamos los radios m versus estos valores obtendremos una curva empírica K . Para demostrar que estos valores no son producto del azar se procede a permutar N veces (por ejemplo 100) las posiciones de los puntos. En cada permutación se calcularán los valores k trazando la misma cantidad de círculos en las mismas ubicaciones. Con esto tendremos N curvas de n valores k cada una (sin contar los obtenidos en el primer paso). Las curvas N_j y N_k que constituyan respectivamente los cuantiles 2.5% y 97.5% de N serán ploteadas versus los radios m junto con la curva K . Los valores de K que se encuentren encima de N_k serán considerados como conglomerados, mientras que los valores que se ubiquen entre N_j y N_k serán aleatorios y los que se encuentren debajo de N_j serán considerados como inhibidos (Figura 14, derecha).

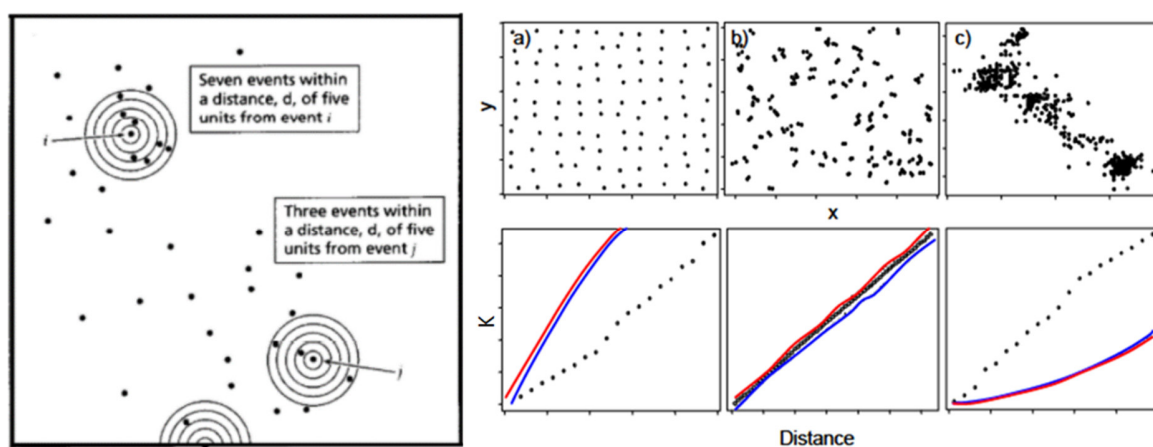


Figura 14. Izquierda: Estimación de la función K de Ripley (Gatrell *et al.*, 1996). Derecha: Gráfico de la función K de Ripley (panel inferior) cuando la distribución estudiada (panel superior) es uniforme (A), aleatoria (B) o parchada (C). En el panel inferior, los círculos vacíos son la curva K -empírica y las líneas azul y roja son respectivamente el cuantil 2.5 y 97.5 de las 100 curvas K producto de las permutaciones de la posición de los NASC (Bertrand, 2006).

Para calcular el índice Clust (Bertrand, 2006) se toma como n a los UBM's positivos cuyas abundancias constituyan el 25% superior de NASC+ descrito anteriormente. En vez de

contar los UBM, se suman los NASC correspondientes a los n que se encuentren en cada radio m_i , y luego se procede igual que con la función k original. Una vez obtenidas la curva K y las curvas N , se halla el $Clust$ mediante la siguiente fórmula:

$$Clust = \frac{\sum (Z_i - N_{ki})}{\sum Z_i}$$

Este índice nos informa qué tan conglomerada se encuentra una distribución en un momento dado, es decir, qué tan cercanas se encuentran las agregaciones entre sí: mientras más alto sea el valor de $Clust$, más conglomerada se encontrará la población (Bertrand, 2006; Gutiérrez *et al.*, 2007).

Centro de gravedad (CG)

Es un vector de dos dimensiones (latitud y longitud). Representa el centro de masas de una población (Bez, 2007). Cuando el muestreo es sistemático (como los que se realizaron en los cruceros utilizados en este trabajo) el CG es calculado para cada especie utilizando los NASC (incluidos los ceros) y las coordenadas de todos los UBM mediante la siguiente ecuación:

$$CG = \begin{cases} CG_x = \frac{\sum_{i=1}^n x_i z_i}{\sum_{i=1}^n z_i} \\ CG_y = \frac{\sum_{i=1}^n y_i z_i}{\sum_{i=1}^n z_i} \end{cases}$$

Donde (x_i, y_i) es la locación de la muestra i para $i=1$, siendo n el número total de muestras y z_i el valor de la muestra (NASC) en este punto. Cabe resaltar que en distribuciones muy costeras el CG puede ubicarse en tierra (Bez, 2007) (Figura 15).

Inercia (I)

Mide la dispersión espacial de una población respecto a su CG. Se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$I = \frac{\sum_{i=1}^n [(x_i - CG_x)^2 + (y_i - CG_y)^2] z_i}{\sum_{i=1}^n z_i}$$

Los componentes de una población no están distribuidos por igual en todas las direcciones (isotropía), sino que eligen ciertas direcciones debido a necesidades sociales (como la reproducción) y a forzantes ambientales (como la expansión/contracción de las masas de agua). Entonces, la inercia puede representarse gráficamente a partir de los resultados de un análisis de componentes principales de la latitud y la longitud de cada l_i : los dos componentes principales que contengan la mayor variabilidad de los datos serán los ejes de un elipsoide que tendrá al CG como centro (Bez, 2007) (Figura 15). La inercia no permite saber si estamos ante una población homogénea o un conjunto de subpoblaciones (Swain y Sinclair, 1994), su utilidad radica en que permite analizar los procesos de dispersión/concentración de una población a lo largo del tiempo (Bez, 2007; Faraj y Bez, 2007).

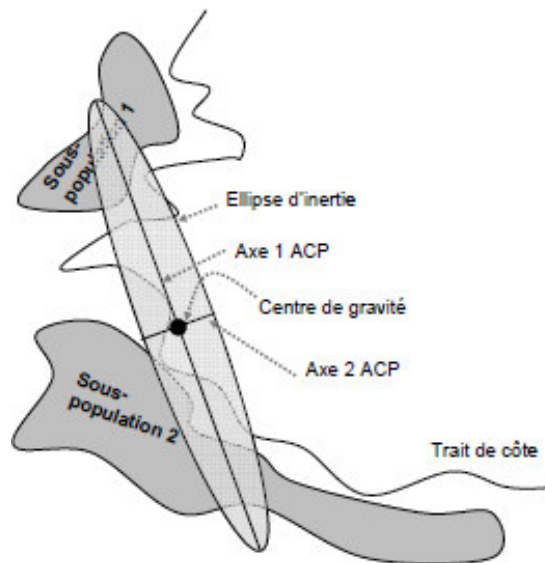


Figura 15. Representación del centro de gravedad y la inercia de una población hipotética. Nótese que en el caso de distribuciones disgregadas (como la de la figura) es mejor calcular el centro de gravedad e inercia para cada sub-distribución (Bertrand, 2006).

Índice global de colocación (IGC)

Este índice estima, mediante el centro de gravedad y la inercia, la variación de la distancia entre dos poblaciones, es decir, qué tan superpuesta se encuentra la distribución de una población con la distribución de otra. Se calcula mediante la siguiente ecuación (Bez, 2007):

$$IGC = 1 - \frac{d^2}{D^2}; d^2 = \Delta CG^2 \wedge D^2 = \Delta CG^2 + I_1^2 + I_2^2$$

Donde d^2 es la distancia media entre los centros de gravedad de dos poblaciones y D^2 es la distancia resultante entre dos poblaciones. Los valores del IGC van de 0 a 1 e indican que no existe superposición (valores de 0 a 0.6), que la superposición es muy débil (de 0.6 a 0.8) o que existe superposición (de 0.8 a 1), siendo los valores más pequeños de este último rango indicadores de superposiciones moderadas mientras que los valores más cercanos a 1 significan que una distribución está prácticamente contenida dentro de la otra (Figura 16).

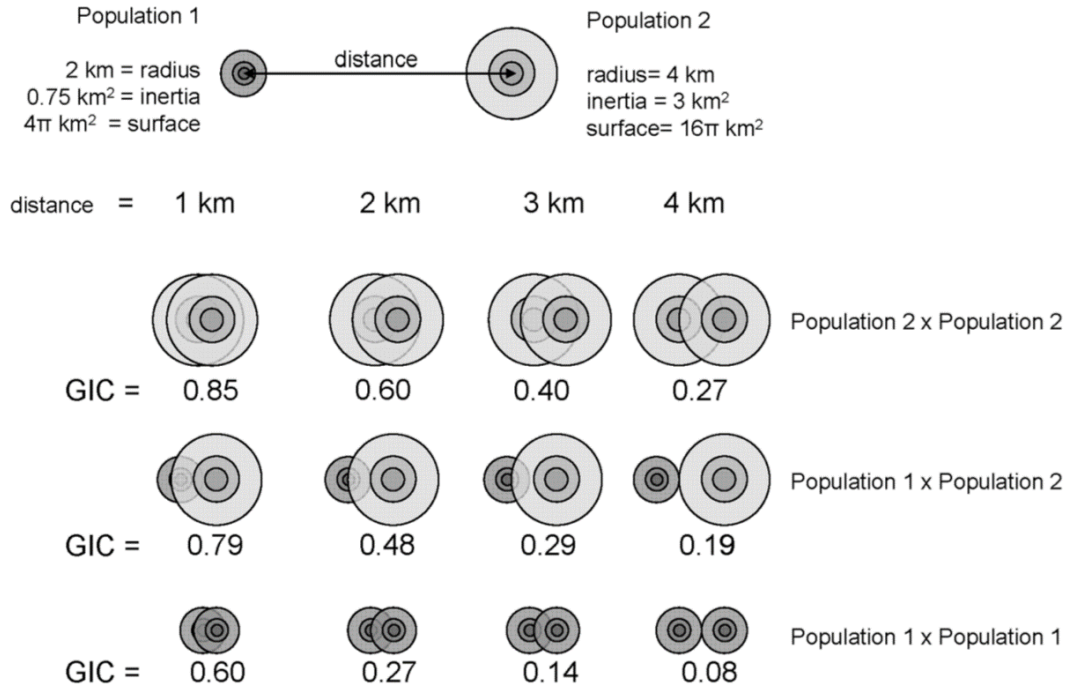


Figura 16. Cálculo del índice global de colocación en situaciones diversas (Bez, 2007).

Índice de preferencia por un tipo de masas de agua (wmPREF)

Este índice determina si la distribución de una especie dentro de determinada masa de agua se da de manera estocástica o determinística. Se calcula para cada masa de agua de la siguiente manera (Swartzman *et al.*, 2008):

$$wmPREF = \frac{NASC_{wm}}{\%wm}; \%wm = \frac{UBM_{wm}}{UBM_{crucero}}$$

Donde $NASC_{wm}$ es la suma de todos los NASC positivos de la especie estudiada (anchoveta o múnida) contenidos en una masa de agua, UBM_{wm} es el número de UBMs donde se encuentra dicha masa de agua y $UBM_{crucero}$ es el número de UBMs totales. Cuando este índice tenga valores iguales o cercanos a 1 significa que la especie no presenta preferencia la masa de agua en cuestión (es decir, la proporción de la abundancia de esta especie que se encuentra dentro de dicha masa de agua en un crucero es la misma que para todo ese

crucero), mientras que, por ejemplo, valores iguales a 2 indicarán que la abundancia de la especie es esta masa de agua es el doble de lo que se esperaría en el caso de que la especie estuviese distribuida aleatoriamente entre todas las masas de agua.

4.3.- Modelos aditivos generalizados (GAMs)

En este estudio se utilizaron GAMs para modelar a escala local (~1 mn) las relaciones entre las variables ambientales y la distribución de las especies. Los GAMs (Hastie y Tibshirani, 1990) son modelos no paramétricos que relacionan a la variable independiente X con la variable dependiente Y mediante una función de suavizado (smoothing):

$$Y_i = a + f(X_i) + \varepsilon_i; f(X_i) = \sum_{j=1}^p \beta_j * b_j(X_i)$$

Donde a es el intercepto, $f(X_i)$ es la función de suavizado, ε_i es el error residual, β son parámetros equivalentes a la pendiente en una regresión lineal y las funciones base $b_j(X_i)$ son los suavizadores. Dentro de todos los tipos de suavizadores, los más utilizados en los GAMs son las curvas regresivas penalizadas (Penalized Regression Splines, PRS) donde la cantidad de suavización es estimada como parte del ajuste del modelo (Zuur, 2007). Las PRS están dadas por:

$$\|Y - X\beta\|^2 + \lambda \int f''(x)^2 dx$$

En esta ecuación, $\|Y - X\beta\|^2$ es el ajuste de la curva mediante la suma de mínimos cuadrados y $\lambda \int f''(x)^2 dx$ es una penalización, siendo λ una constante de ajuste que afecta el balance entre la precisión y el suavizado. Esta constante se calcula mediante validación cruzada y es afectada por una integral de la derivada de segundo orden de la función de suavizado ($\int f''(x)^2 dx$).

Al ser un modelo generalizado, la distribución de la variable predictiva X no es necesariamente normal, por lo cual se debe definir su familia de distribución y la función que establece la conexión entre X y su media μ , conocida como función de enlace (Venables y Dichmont, 2004). Esta elección debe estar en función a la naturaleza de X (Venables y Dichmont, 2004; Zuur *et al.*, 2007). En la Tabla 1 se presentan las familias de distribución y las funciones de enlace utilizadas en los GAMs implementados en este estudio.

Tabla 1. Familias de distribución y funciones de enlace utilizados en los GAMs implementados en este trabajo (adaptado de Venables y Dichmont, 2004).

NATURALEZA DE LOS DATOS	FAMILIA DE DISTRIBUCIÓN	FUNCIÓN DE ENLACE
Continuos	Normal	Identidad
Continuos	Gamma	Logística
Discretos	Binomial	Logística

CAPÍTULO II: HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

1.- HIPÓTESIS

Los patrones espacio-temporales de las poblaciones de la múnida (*Pleuroncodes monodon*) y la anchoveta (*Engraulis ringens*) son similares en el MP, al igual que sus nichos ecológicos.

2.- OBJETIVOS

General

Determinar y comparar los patrones poblacionales espacio-temporales y nichos ecológicos de la múnida y la anchoveta.

Específicos

- Determinar y comparar mediante análisis de series de tiempo, los patrones de agregación, abundancia y distribución espacial de la anchoveta y la múnida.
- Estimar y comparar el grado de dependencia de la anchoveta y la múnida hacia cada tipo de masa de agua.
- Estudiar los patrones de abundancia y distribución espacial de la anchoveta y la múnida junto con los patrones de distribución de las masas de agua.
- Sintetizar y comparar a escala local los nichos ecológicos de la anchoveta y la múnida relacionando la probabilidad de presencia y la abundancia de ambas especies con la temperatura (TSM), salinidad (SSM), oxígeno disuelto (OSM), profundidad de la oxiclina (_{prof}OXI), distancia al borde de la plataforma (DBP) y biomasa del macrozooplancton fluid-like (FL).

CAPÍTULO III: MATERIALES Y MÉTODOS

1.- OTENCIÓN DE LOS DATOS

Todos los datos utilizados en este estudio fueron recopilados en 44 cruceros acústicos realizados por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) en la zona económico exclusiva (ZEE) peruana entre los años 1998 y 2013 para los cuales se emplearon, entre otras embarcaciones, el BIC Humboldt (76 m de eslora), el BIC Olaya (41 m de eslora) y el BIC SNP-2 (21 m de eslora). Cada año se realizó entre dos y cuatro cruceros acústicos, cuyo itinerario (salvo los que estuvieron destinados a estudiar especies oceánicas) consistió en realizar transectos paralelos de casi 100 mn (185.2 km) de longitud, con una distancia intertransecto de 10 a 16 mn (18 a 30 km) (Figura 17). El rango observable de la anchoveta y de la múnida fue cubierto en su totalidad en la mayoría de estos cruceros salvo algunos de los realizados en invierno y primavera, los cuales estuvieron limitados a la parte norte-centro del Perú (5°S-14°S).

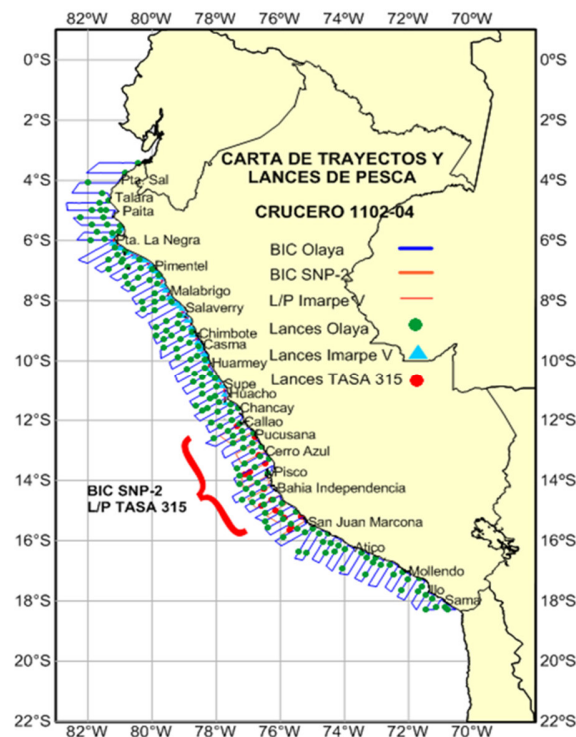


Figura 17. Derrotero del crucero acústico 110204. En algunos casos, los BICs son acompañados por lanchas de investigación como la Imarpe V y lanchas pesqueras como la L/P TASA 315 (IMARPE, 2011).

1.1.- Datos acústicos

Los datos acústicos base de este estudio son los NASC por UBM de la anchoveta y la múnida. Estos valores fueron originados a partir de los datos colectados utilizando ecosondas científicas Simrad (Kongsberg Simrad AS, Kongsberg, Noruega) EK500 (BICs Olaya y SNP-2) y EK60, las cuales operaron generalmente a 38 y 120 kHz. Estas ecosondas fueron calibradas al menos una vez antes de iniciar cada crucero según los procedimientos estándar que se encuentran en Simmonds y MacLennan (2008). Como ya se mencionó, cada UBM está georreferenciado y tiene una extensión de una milla náutica (1 mn) para todos los cruceros que IMARPE ha realizado desde 1992 hasta el presente. La información acústica colectada es almacenada por cada frecuencia en un archivo .csv (bitácora acústica) cuyo nombre es un código de seis cifras: las dos primeras son los dos últimos números del año en el que se llevó a cabo el crucero, las dos siguientes son el mes de inicio y las dos últimas son el mes del final del crucero. Por ejemplo, la bitácora que contiene los UBM del crucero realizado entre setiembre (mes 09) y noviembre (mes 11) de 2012 tiene como código 120911. Cada fila de estas bitácoras contiene la sumatoria del NASC de cada especie prospectada (como la múnida) correspondiente a un UBM (Figura 18).

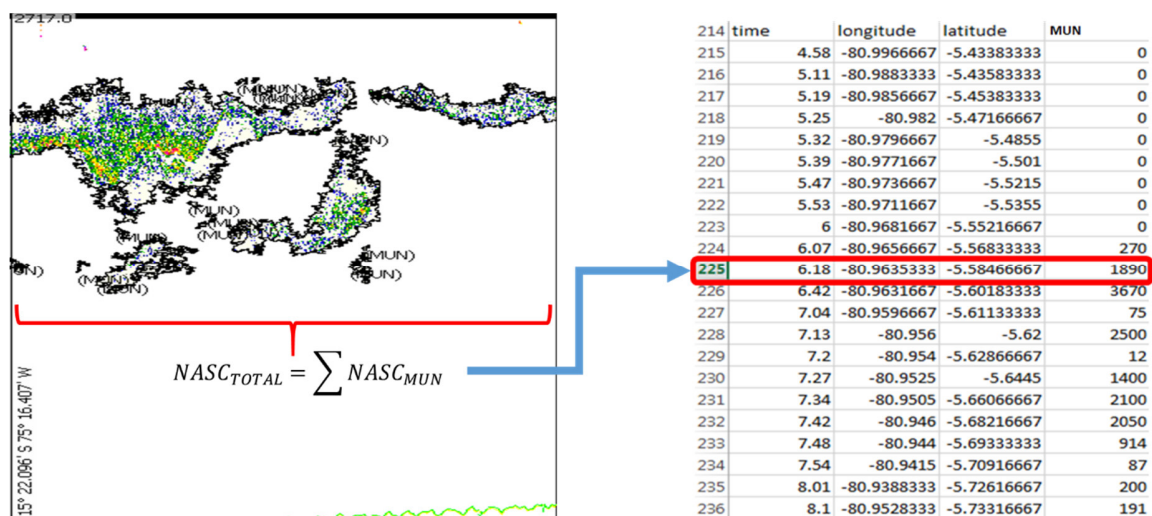


Figura 18. Izquierda: Ecograma Sv de 120 KHz mostrando el cálculo del NASC de múnida (categoría acústica MUN) en un UBM. Derecha: Parte de una bitácora acústica de 120 kHz (elaboración propia).

Los cruceros acústicos fueron acompañados por numerosos lances de comprobación utilizando redes de arrastre pelágicas con la finalidad de obtener muestras biológicas e identificar las especies de la zona estudiada. La columna de agua fue insonificada generalmente hasta los 500 m y 150 m a 38 kHz y 120 kHz, respectivamente, aunque en los últimos años se han utilizado tres frecuencias adicionales en el BIC Olaya: 18 kHz, 70 kHz y 200 kHz. La identificación de ecotrazos se realizó utilizando los datos de los lances de comprobación y mediante un algoritmo de doble frecuencia sobre el dominio de los ecogramas de volumen acústico retrodispersado (Sv) utilizando el software Echoview (Myriax, Tasmania, Australia). Finalmente, por cada crucero se generó al menos dos bitácoras acústicas, correspondientes a los NASC de 38 kHz y 120 kHz. En este estudio se trabajó con las bitácoras de 120 kHz debido a que los NASC obtenidos en esta frecuencia constituyen los valores más realistas de la abundancia acústica de la anchoveta y la munida (Castillo *et al.*, 2009). Las 44 bitácoras utilizadas en este trabajo fueron proporcionadas por el Área Funcional de Hidroacústica (AFH) perteneciente a la Dirección General de Investigaciones en Hidroacústica, Sensoramiento remoto y Artes de pesca (DGIHSA) de

IMARPE.

1.2.- Datos ambientales

Los datos físicos y químicos base de este estudio fueron los valores grillados interpolados a partir de mediciones *in situ* de la TSM (en °C), SSM (en ups) y OSM (en mL/L) las cuales fueron llevadas a cabo a lo largo de los transectos de los cruceros. La TSM fue medida utilizando sensores Furuno MD-500 a bordo del BIC Olaya y sensores Furuno T-2000 a bordo del BIC Humboldt. Para hacer las mediciones de SSM y OSM se colectó muestras de agua superficial cada 2 horas. La SSM fue estimada a partir de cada muestra mediante un sensor Kahlsico RS 10 hasta junio de 1998, ya que a partir de esta fecha se utilizó un sensor Portasal 8410A. Las concentraciones de OSM fueron determinadas usando el método de Wrinkler modificado por Carritt y Carpenter (1966). Los valores de $_{prof}OXI$ (en m) y $_{biom}ZPK$ (en g/m²) fueron generados siguiendo las metodologías de Bertrand *et al.* (2010) y Ballón *et al.* (2011) descritas en el marco teórico. Ambas variables estuvieron disponibles cada tres pings (~45 m). Cabe resaltar que estos datos se empezaron a generar a partir del 2003, por lo cual los análisis en los que estos parámetros estuvieron implicados fueron a partir de dicho año. La DC (en km) se obtuvo midiendo la distancia de cada UBM a la isóbata de 0 m (indicador del borde de la costa), mientras que la DBP (en km) se calculó midiendo la distancia de cada UBM a la isóbata de 200 m (límite de la plataforma continental). No se trabajó con los datos *in situ* de TSM, SSM y OSM debido a que no estuvieron disponibles. Los datos grillados de estos parámetros correspondientes a los 44 cruceros fueron generados mediante kriging utilizando un variograma esférico en el software de interpolación Surfer (Golden Software, Colorado, USA). Estos valores, al igual que los datos por cada tres pings de $_{prof}OXI$ y $_{biom}ZPK$ fueron proporcionados por el AFH.

2.- ANÁLISIS DE DATOS

2.1.- Pretratamiento de los datos

Análisis exploratorio

Se analizó la naturaleza de cada variable mediante histogramas y gráficos de distribución de cuantiles aleatorizados (Q-Q plots) (Zuur *et al.*, 2007). También se determinó mediante boxplots si es que existen valores extremos en dichas variables. Los valores extremos considerados producto de un error en el muestreo, falla en los aparatos al registrar los datos, mala interpolación, etc. fueron eliminados de la base de datos. Al finalizar este paso se obtuvo los datos finales de NASC de anchoveta y múnida, así como la latitud, longitud, DC y DBP.

Generación de datos ambientales finales

Se generó un dato de TSM, SSM y OSM por cada UBM mediante el método de VMC descrito en el marco teórico. A continuación se asignó un único dato nominal de masas de agua (tipo de masa de agua) a cada UBM mediante el algoritmo desarrollado en Swartzman *et al.* (2008). Este criterio define ocho masas de agua a partir de los datos de TSM, SSM, DC, latitud y estación del año. En la Tabla 2 se presenta la nomenclatura, descripción y criterios de clasificación de estas masas de agua. Como se necesita la estación, se escribió el algoritmo Season, el cual asigna un dato nominal de estación ('Sum'=verano, 'Aut'=otoño, 'Win'=invierno, 'Spr'=primavera) a cada UBM y utiliza como inputs el código del cruceo al que pertenece el UBM y el día en el que éste fue tomado. También se obtuvo un valor de $profOXI$ y $biomZPK$ por UBM promediando para cada variable todos los datos de los pings que se encontraron en el dominio de cada UBM. Al concluir este paso se obtuvo los valores finales de TSM, SSM, OSM, masas de agua, $profOXI$ y $biomZPK$.

Tabla 2. Nomenclatura y criterio de clasificación de las masas de agua (adaptado de Swartzman *et al.*, 2008).

MASA DE AGUA	DESCRIPCIÓN	TSM (°C)	SSM (ups)	DC (mn)	ESTACIÓN	LATITUD
Aguas Costeras Frías (ACF)	Asociadas a afloramientos costeros. Aguas poco oxigenadas, fértiles (ricas en nutrientes), alta productividad primaria (Morón y Sarmiento, 2001).	14 < TSM < 18	34.8 ≥ SSM ≤ 35.0	--	Primavera	Al sur de 8°S
		14 < TSM < 19	34.8 ≥ SSM ≤ 35.0	--	Verano	Al sur de 8°S
		14 < TSM < 18	34.8 ≥ SSM ≤ 35.0	--	Otoño-Invierno	Al sur de 8°S
		13.5 < TSM < 17	34.8 ≥ SSM ≤ 35.0	--	Primavera	Al sur de 8°S
		TSM ≥ 18	34.8 ≥ SSM ≤ 35.0	--	Verano	Al norte de 8°S
Aguas Subtropicales Superficiales (ASS)	Aguas con características oceánicas. Oligotróficas. (Bertrand <i>et al.</i> , 2004). Niveles de oxígeno disuelto mayores a 5ml/l (Morón y Sarmiento, 2001).	TSM ≥ 19	34.8 ≥ SSM ≤ 35.0	--	Otoño-Invierno	Al norte de 8°S
		--	SSM > 35.1	--	--	--
		14 < TSM < 25	35.05 ≥ SSM < 35.1	--	Primavera-Otoño	--
		13.5 < TSM < 25	35.05 ≥ SSM < 35.1	--	Invierno	--
		14 < TSM < 18	SSM ≥ 35.05	--	Primavera	--
Aguas de Mezcla 1 (AMCS)	Producto de la mezcla entre las ACF y las ASS (Guillén, 1983).	14 < TSM < 19	SSM ≥ 35.05	--	Verano	--
		14 < TSM < 18	SSM ≥ 35.05	--	Otoño e Invierno	--
		TSM > 21	SSM < 34.0	--	Primavera	Al norte de 8°S
		TSM > 24	SSM < 34.0	--	Verano	Al norte de 8°S
		TSM > 22	SSM < 34.0	--	Otoño-Invierno	Al norte de 8°S
Aguas Tropicales Superficiales (ATS)	Masas de agua oligotróficas (Bertrand <i>et al.</i> , 2004).	20 < TSM < 26	34.0 < SSM < 34.8	--	Invierno-Primavera	Al norte de 8°S
		21 < TSM < 26	34.0 < SSM < 34.8	--	Verano-Otoño	Al norte de 8°S
		TSM ≥ 18	34.8 ≥ SSM ≤ 35.05	--	Primavera y Otoño	Al norte de 8°S
		TSM ≥ 19	34.8 ≥ SSM ≤ 35.0	--	Verano	Al norte de 8°S
		TSM ≥ 17	34.8 ≥ SSM ≤ 35.0	--	Invierno	Al norte de 8°S
Aguas de Mezcla 2 (AMECS)	Producto de la mezcla entre las ACF, ASS, AES y ATS (Swartzman <i>et al.</i> , 2008).	14 < TSM ≤ 18	34.0 > SSM ≤ 34.08	--	Primavera y Otoño	Al norte de 8°S
		14 < TSM ≤ 19	34.0 > SSM ≤ 34.08	--	Verano	Al norte de 8°S
		14 < TSM ≤ 17	34.0 > SSM ≤ 34.08	--	Invierno	Al norte de 8°S
		13 < TSM < 18	SSM < 34.8	DC > 5	--	Al sur de 13°S
		13 < TSM < 18	SSM < 34.8	DC > 5	--	Al sur de 13°S
Aguas Temperadas Subantárticas (ASA)	Provenientes del borde norte de la Antártida. Relacionada con los afloramientos del sur del MP (Morón y Sarmiento, 2001).	13 < TSM < 18	SSM < 34.8	DC > 5	--	Al sur de 13°S
		13 < TSM < 18	SSM < 34.8	DC > 5	--	Al sur de 13°S
		13 < TSM < 18	SSM < 34.8	DC > 5	--	Al sur de 13°S
		13 < TSM < 18	SSM < 34.8	DC > 5	--	Al sur de 13°S
		13 < TSM < 18	SSM < 34.8	DC > 5	--	Al sur de 13°S
Aguas de Mezcla 3 (AMRC)	Producto de la mezcla entre las ACF y las aguas ribereñas (Swartzman <i>et al.</i> , 2008).	14 < TSM < 20	SSM < 34.8	DC < 5	Primavera-Otoño	Al sur de 8°S
		13.5 < TSM < 20	SSM < 34.8	DC < 5	Invierno	Al sur de 8°S
		14 < TSM < 20	SSM < 34.8	DC < 5	Primavera-Otoño	Al sur de 8°S
		13.5 < TSM < 20	SSM < 34.8	DC < 5	Invierno	Al sur de 8°S
		14 < TSM < 20	SSM < 34.8	DC < 5	Primavera-Otoño	Al sur de 8°S

2.2.- Procesamiento de los datos finales

Obtención de índices

Se generó para cada especie y por cada crucero un valor de sA, AO, Ss, Clust, CGx, CGy, I, IGC y wmPREF empleando las herramientas estadísticas descritas en el marco teórico. Para evitar un posible sesgo en el cálculo de los índices debido a la heterogeneidad en la extensión horizontal de los cruceros (Gutiérrez *et al.*, 2007) se utilizó los datos de los UBMs cuya distancia a la costa fue menor o igual a 100 km.

En el cálculo del índice AO se decidió tomar solamente los UBMs con presencia de especies debido a que no todos los cruceros utilizados en este trabajo fueron diseñados para estudiar

exclusivamente especies costeras, por ejemplo, gran parte del itinerario de los cruceros que fueron realizados para estudiar pota abarcó aguas muy alejadas de la costa, donde es casi imposible encontrar anchoveta o múnida.

Para obtener los valores de Ss primero se generó una matriz de dos columnas: la primera (NASC+) fue llenada con los NASC positivos ordenados decrecientemente y la segunda (S) fue llenada con las áreas de los UBM correspondientes a los NASC anteriores, dichas áreas tuvieron el mismo valor ya que la longitud de todos los UBM fue la misma (1 mn). Luego se generó otra matriz de dos columnas (NASC_{acum} y S_{acum}), cada una de las cuales fue llenada respectivamente con las frecuencias acumuladas de las columnas NASC+ y S de la matriz anterior.

Respecto al índice Clust, se realizó 100 permutaciones por cada crucero utilizando radios de 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55 y 60 km de longitud. Para obtener estos radios se tuvo que transformar los datos de latitud y longitud de grados a kilómetros mediante las siguientes ecuaciones:

$$Latitud(km) = 60 * Latitud(^{\circ}) * 1.852$$

$$Longitud(km) = 60 * Longitud(^{\circ}) * 1.852 * \cos\left(\frac{Latitud(^{\circ}) * \pi}{180}\right)$$

El número de permutaciones y los radios elegidos fueron los mismos con los que se trabajó en Bertrand (2006) y Gutiérrez *et al.* (2007).

Aparte de estos índices se generó dos indicadores para estudiar la dinámica de las masas de agua. El área ocupada (wmAO) es un estimador de los procesos de expansión/contracción del área de distribución de las masas de agua. Se obtiene

calculando el cociente entre el número de UBM ocupados por una masa de agua y el número de UBM totales (Swartzman *et al.*, 2008). La distancia a la costa promedio (wmDC) cuantifica la dinámica horizontal de las masas de agua. Se determina promediando los valores de DC de todos los UBM ocupados por una masa de agua (Swartzman *et al.*, 2008).

Análisis de masas de agua

Con el objetivo de determinar cuáles fueron las masas de agua que dominaron el MP en el periodo de este trabajo se analizó el wMAO de cada masa de agua mediante boxplots. También se analizó mediante boxplots el comportamiento del wMAO de las masas de agua dominantes en función de los regímenes ENSO (El Niño Southern Oscillation) los cuales fueron definidos utilizando el Índice Costero El Niño (ICEN) (ENFEN, 2012). Se decidió utilizar este índice en vez del Índice El Niño Oceánico (ONI, usado por la NOAA para definir eventos El Niño) debido a que este último se calcula usando datos de la región El Niño 3.4 (Pacífico central), mientras que el ICEN usa datos de la región El Niño 1+2, la cual incluye una parte del litoral peruano. En la Tabla 3 se presentan los eventos El Niño y La Niña que incidieron en el período estudiado. Para este análisis se utilizaron los eventos con magnitud moderada, fuerte y extraordinaria. Asimismo, se estudió la distribución y abundancia de ambas especies dentro de cada masa de agua dominante mediante boxplots. Finalmente se investigó mediante regresiones lineales la relación entre la distribución y la abundancia de ambas especies dentro de cada masa de agua dominante.

Tabla 3: Clasificación, magnitud y duración de los eventos El Niño y La Niña que incidieron en el periodo de estudio (modificado de ENFEN, 2012).

AÑO INICIAL	MES INICIAL	AÑO FINAL	MES FINAL	CLASIFICACIÓN	MAGNITUD
1998	1	1998	9	Niño	Extraordinario
2001	9	2001	12	Niña	Débil
2002	3	2002	5	Niño	Débil
2002	9	2003	1	Niño	Débil
2003	11	2004	1	Niño	Débil
2004	10	2004	12	Niño	Débil
2006	8	2007	2	Niño	Moderado
2007	5	2007	12	Niña	Fuerte
2008	7	2008	9	Niño	Débil
2009	5	2009	10	Niño	Débil
2010	8	2010	11	Niña	Moderado
2012	3	2012	7	Niño	Débil
2013	5	2013	8	Niña	Fuerte

Análisis de series de tiempo

Se generó series de tiempo con grano temporal de un año realizando promedios anuales por cada índice obtenido (sA, AO, Ss, Clust, CGx, CGy, I, IGC, wMAO, wMDC y wMPREF). Para detectar los patrones temporales de estas series se estimó la tendencia de cada una aplicando una función de regresión polinomial local (Loess, Cleveland *et al.*, 1992) con un α de 0.25 (4 años). Para cada uno de estos índices se estudió la relación entre las series de ambas especies mediante análisis de correlación cruzada (ACC, Shumway y Stoffer, 2011). Con el objetivo de garantizar la significancia de los resultados se eligió un p-valor pequeño ($p=0.01$) (Figura 19). Para facilitar la interpretación de estas series se incluyó en los gráficos de las mismas la extensión de los eventos El Niño y La Niña moderados, fuertes y extraordinarios que acontecieron en el periodo estudiado.

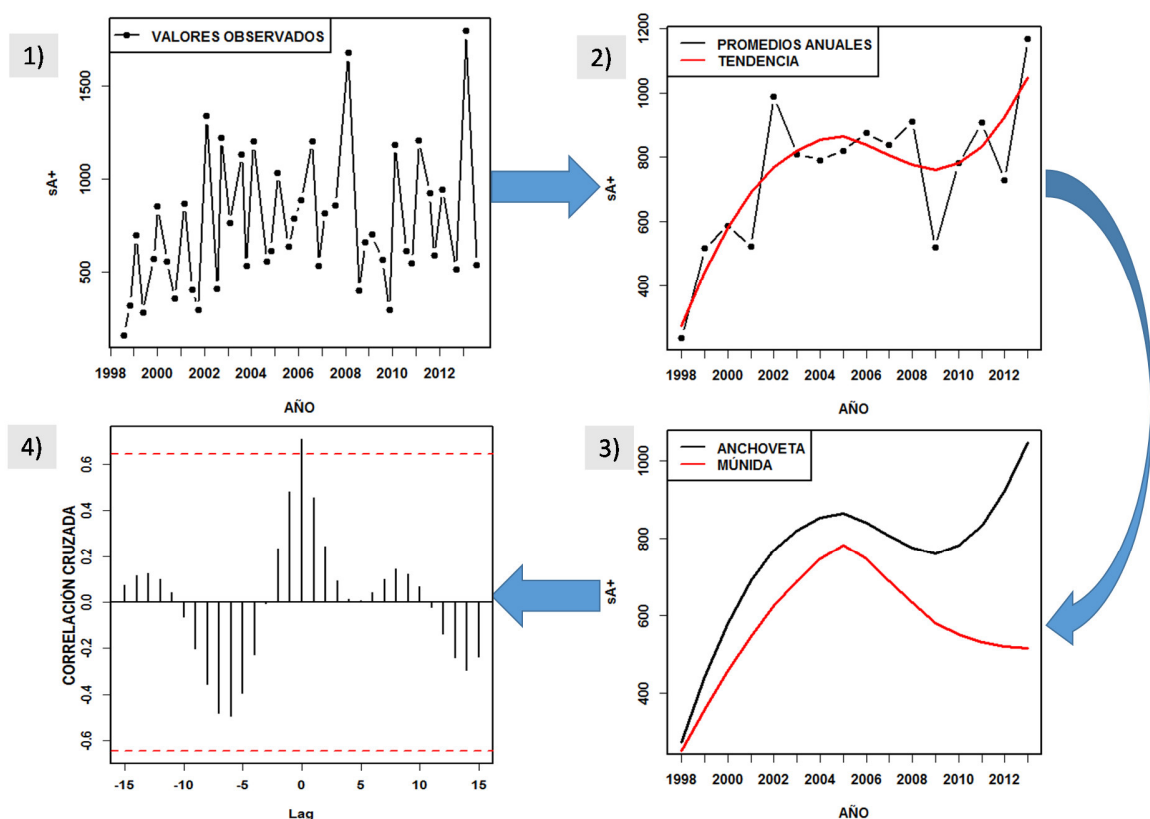


Figura 19. Metodología para los análisis de series de tiempo. 1) Cálculo del índice por crucero. 2) Generación de promedios anuales. 3) Extracción de la tendencia mediante LOESS y comparación gráfica de las series de ambas especies. 4) Comparación estadística de las series mediante análisis de correlación cruzada (ACC). Las líneas punteadas rojas son los intervalos de confianza: las correlaciones (líneas negras) que se encuentren fuera del área comprendida entre estas líneas serán significativas ($p=0.01$).

Finalmente, se investigó la relación entre las tendencias de las series de los índices poblacionales de cada especie y los indicadores de las masas de agua mediante un análisis de componentes principales (PCA) (Legendre y Legendre, 2012).

Síntesis de nichos a escala local (~1mn)

Para estudiar la influencia local de los parámetros ambientales sobre la distribución de la anchoveta y la múnida se utilizó GAMs univariados (solamente un predictor). Para ello se trabajó en dos estratos (Murase *et al.*, 2009; Passuni, 2009). En el primer estrato se investigó la influencia de cada variable ambiental sobre la probabilidad de presencia de

cada especie. En esta etapa se utilizó GAMs con familia de distribución binomial y función de enlace logística. La variable dependiente en estos modelos fue una variable binaria (0= ausencia, 1= presencia). En el segundo estrato se analizó la influencia de cada variable ambiental sobre la abundancia de cada especie. En este caso se generó dos GAMs para cada variable: el primero usó la familia de distribución gamma con función de enlace logística y utilizó como variable respuesta el NASC de cada especie. En el segundo se utilizó la familia de distribución normal y función de enlace identidad y la variable dependiente fue el logaritmo del NASC ($\text{Log}(\text{NASC}+1)$) de cada especie. Se utilizó el $\text{Log}(\text{NASC}+1)$ porque la distribución de los NASC es tirada hacia la izquierda debido al número de ceros válidos y al logaritmizarla se obtiene una distribución cercana a la normal (necesaria para utilizar este modelo). Se eligió el mejor modelo mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC, Zuur *et al.*, 2007). En ese sentido, se encontró que el segundo modelo fue el mejor para todos los casos (valores de AIC menores). Ya que la variable biomZPK también presentó una distribución tirada hacia la izquierda se procedió a logaritmizarla antes de utilizarla en los GAMs. Se calculó para cada modelo la desviación explicada (DE, cuantifica la influencia de la variable predictora), el p-valor (estima la significancia del modelo) y los grados de libertad estimados (edf, indica si las relaciones estimadas son lineales ($\text{edf} \sim 1$) o no). Se comparó gráficamente las curvas estimadas mediante GAM por especie y por variable (Figura 20). Finalmente, se buscó interacciones a escala local entre ambas especies mediante dos GAMs cuya variable explicativa fue el $\text{Log}(\text{NASC}+1)$ de múnida: el primer modelo tuvo familia de distribución binomial, función de enlace logística y como variable dependiente a la variable binaria de presencia/ausencia de anchoveta; el segundo, familia de distribución normal, función de enlace identidad y como variable dependiente al $\text{Log}(\text{NASC}+1)$ de anchoveta

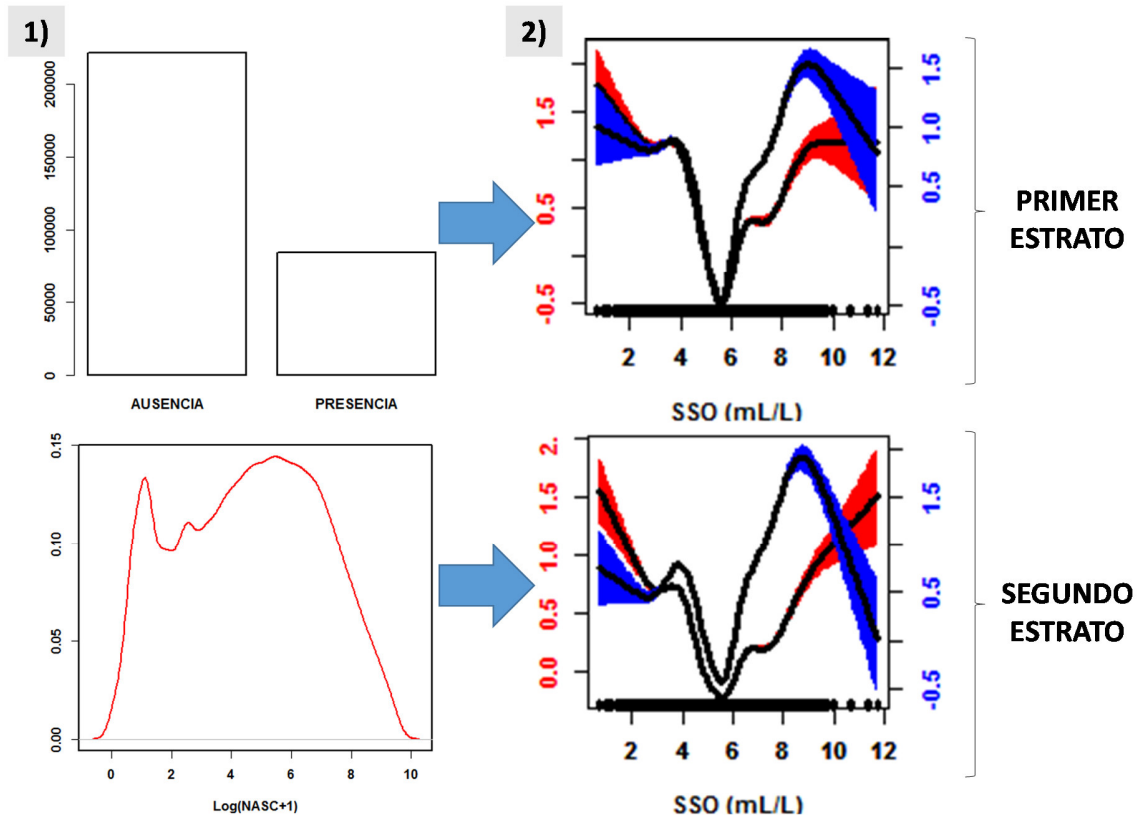


Figura 20. Metodología para la síntesis de nichos ecológicos. 1) Obtención de variable binaria de presencia/ausencia (panel superior) y normalización del NASC (panel inferior). 2) Comparación gráfica entre los GAM con familia de distribución binomial y función de enlace logístico (panel superior) y con familia de distribución normal y función de enlace identidad (panel inferior) de ambas especies. En 2) las bandas (rojas=múnida, azules= anchoveta) representan los intervalos de confianza al 95%.

Todas las metodologías descritas en esta sección se implementaron en el lenguaje de programación R 3.0.3 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria). En particular, los GAMs y PCA fueron implementados utilizando los paquetes *mgcv* (versión 1.8-12) y *FactoMineR* (versión 1.33), respectivamente.

CAPÍTULO IV: RESULTADOS

Distribución general de los datos

Luego del pretratamiento de los datos se obtuvo en total 305896 valores por cada variable, salvo en el caso de las variables biomasa del macrozooplancton tipo Fluid-Like y profundidad de la oxiclina, donde se obtuvo en total 80280 valores por cada variable. En el Anexo 1 y 2 se presenta la distribución de los NASC de anchoveta y múnida obtenidos por UBM en cada crucero.

Como se esperaba, los valores NASC de la anchoveta y la múnida así como la biomasa del macrozooplancton tipo Fluid-Like no tuvieron una distribución normal. Al contrario, su distribución fue positivamente sesgada y con sobredispersión (tirada hacia la izquierda) debido a la gran cantidad de valores cercanos a cero (Figura 21). Esta distribución es propia de variables que representan la abundancia de organismos que tienden a agregarse (Zuur *et al.*, 2007). Para obtener una distribución normal de estas variables se procedió a transformarlas mediante la aplicación de logaritmos. Los histogramas y qqplots (Figura 21) de las variables transformadas indican que se logró obtener una distribución aproximadamente normal mediante este procedimiento, por lo cual se decidió utilizar estas nuevas variables en los modelos GAM con familia de distribución y función de enlace identidad.

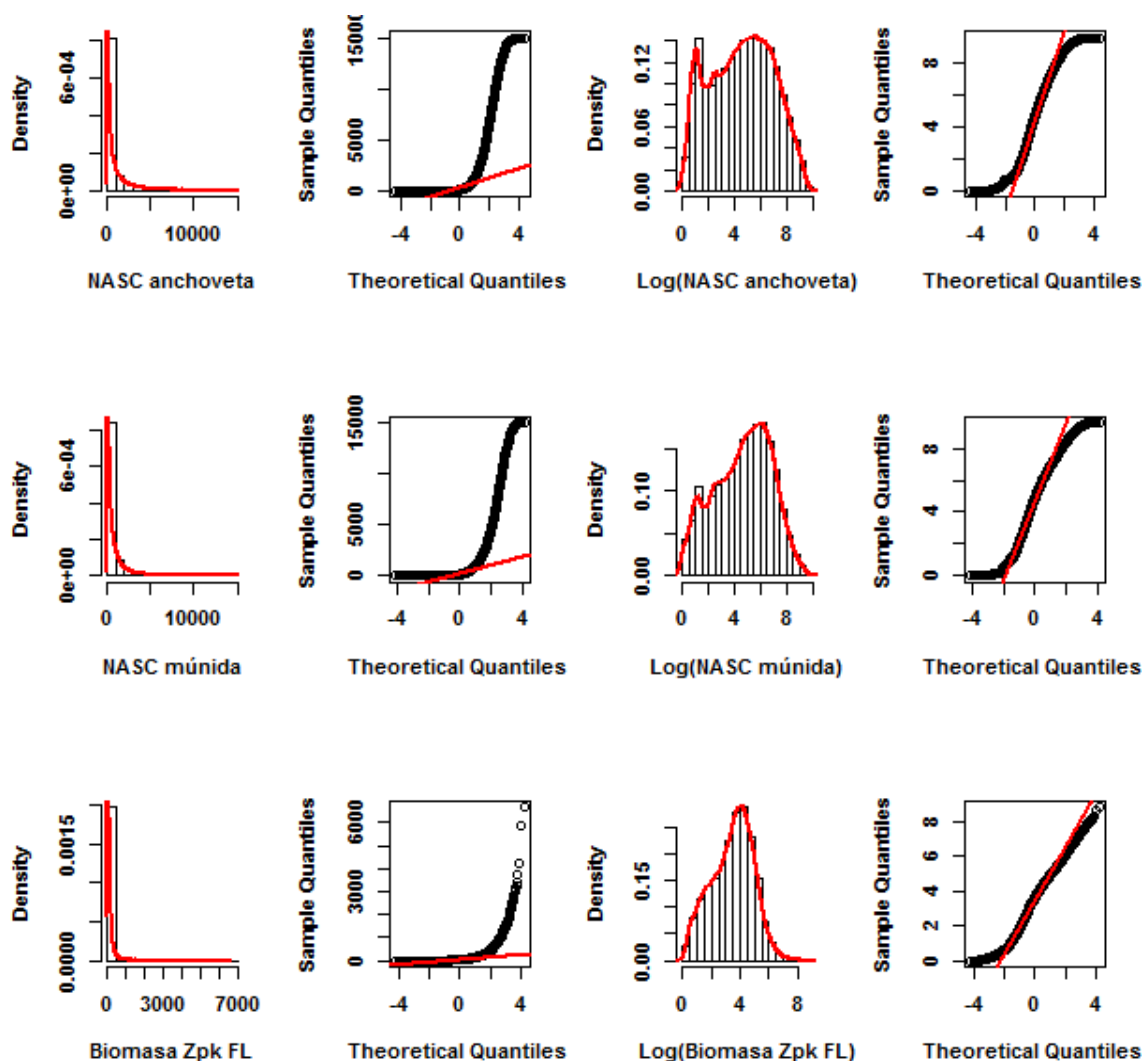


Figura 21. Histogramas y Q-Q plots de los valores NASC de anchoveta y múnida y de la biomasa del zooplancton FLuid-like. Las dos primeras columnas corresponden al análisis de los valores crudos; las dos últimas, a los valores normalizados.

Los valores de TSM y OSM tuvieron una distribución normal con valores entre 12.6-28.3 °C y 0.7-11.7 mL/L respectivamente. Los datos de SSM se encontraron entre 32 y 36 ups. Sin embargo este parámetro tuvo una distribución negativamente sesgada y con sobredispersión (tirada hacia la derecha) debido a que los valores de salinidad menores a 34 ups corresponden a masas de agua poco frecuentes y de pequeña extensión en el MP (Morón y Sarmiento, 2001; este trabajo). La distribución de la DC fue positivamente

sesgada, lo cual demuestra que hubo un muestreo más intenso en la zona costera del MP. La DBP tuvo una distribución normal centrada en 0 km, evidencia de que se prospectó con mayor intensidad en zonas cercanas al borde de la plataforma. En el histograma de la latitud se puede apreciar que el muestreo fue más intenso entre los 5°S-15°S que entre los 3°S-5°S y 15°S-18°S. La oxiclina se encontró a profundidades que oscilaron entre 10 y 300 m. Sin embargo, esta variable mostró una distribución unimodal entre los 10-100 m. Estos resultados (junto con la distribución de la DC y DBP) indicaron que la oxiclina fue más somera dentro de la costa, particularmente donde la plataforma continental fue más extensa (Figura 22).

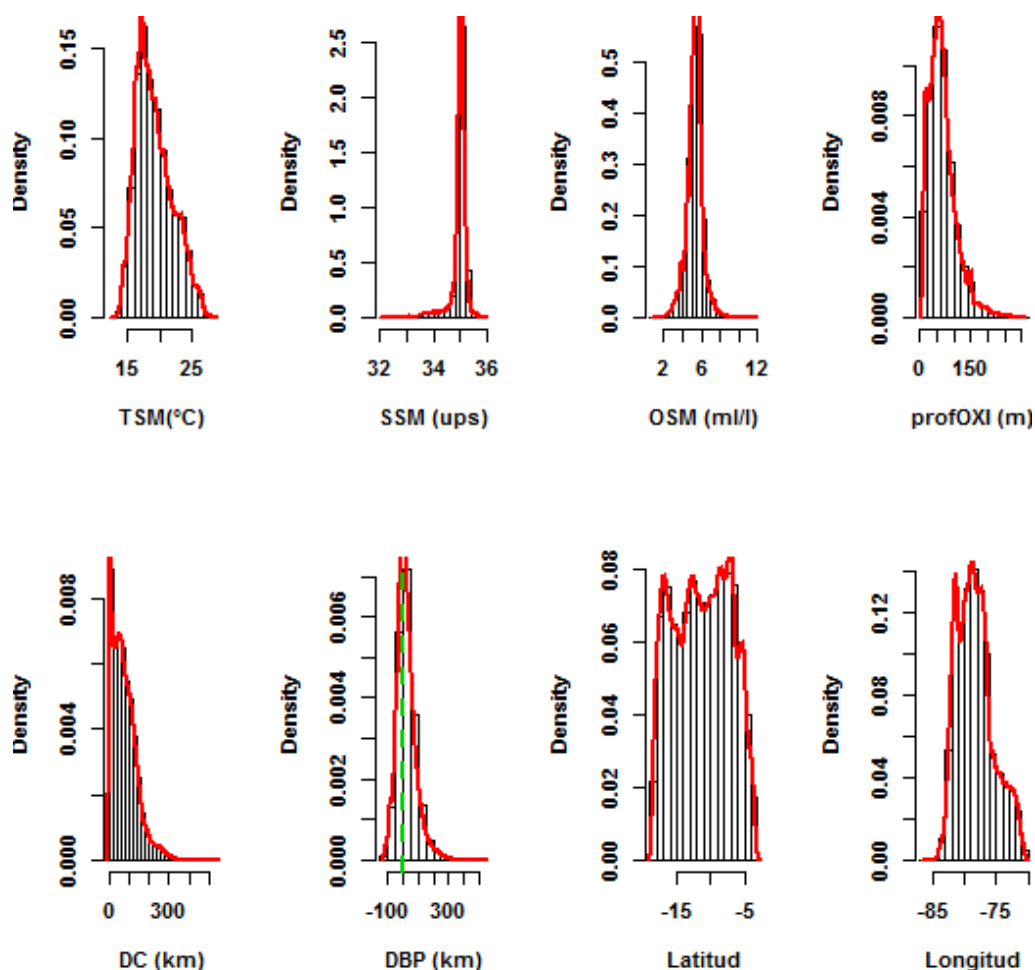


Figura 22. Histogramas de las variables ambientales abióticas. En el caso del histograma de la DBP, los valores menores o iguales a 0 km (línea verde punteada) se encuentran dentro de la plataforma continental y los valores mayores a 0 km se encuentran fuera de ella.

Masas de agua

En el Anexo 3 se presenta la distribución de las masas de agua obtenidas por UBM en cada crucero. Dentro del área estudiada, las masas de agua más frecuentes y extensas fueron las ACF (presentes en 44 cruceros, wmAO promedio: 54.51%), las ASS (presentes en 44 cruceros, wmAO promedio: 20.14%) y las AMCS (presentes en 44 cruceros, wmAO promedio: 17.23%) (Figura 23, panel superior). En eventos El Niño, las ACF fueron menos extensas (wmAO promedio: 37.4%) que en eventos La Niña (wmAO promedio: 40.6%, U de Mann-Whitney: $p < 0.05$). En contraste, las ASS y las AMCS ocuparon un área mayor cuando se desarrolló El Niño (wmAO promedio: 40.6% y 20%) que en condiciones La Niña (wmAO promedio: 21.9% y 12.9%, respectivamente, U de Mann-Whitney: $p < 0.01$ en ambos casos). En escenarios normales, la distribución de las ACF fue mayor que la de las ASS y las AMCS (wmAO promedio: 44%, 26.6% y 24.5%, respectivamente U de Mann-Whitney: $p \sim 0$ en ambos casos) (Figura 23, panel inferior). Las otras masas de agua aparecieron de forma esporádica y ocuparon un área muy reducida respecto a las ACF, ASS y AMCS. En efecto, las ASA aparecieron en 23 cruceros (wmAO promedio: 1.91%) y las AMRC en 4 cruceros (wmAO promedio: 2.34%). En el caso del grupo de aguas ecuatoriales, las AES, ATS y AMECS se presentaron en 29, 22 y 24 cruceros respectivamente. En promedio, el wmAO de este grupo de masas de agua fue de 9.79%.

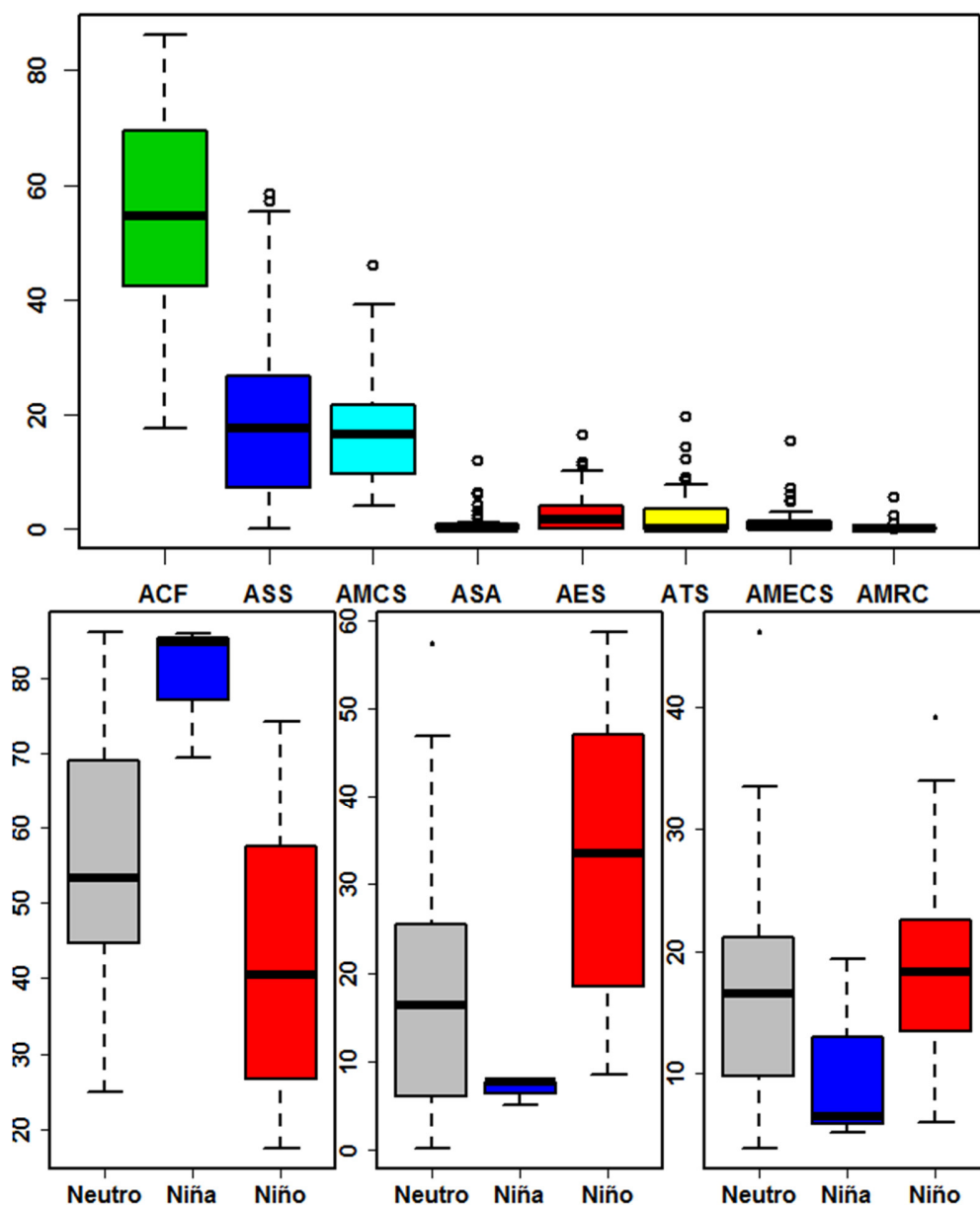


Figura 23. Panel superior: porcentaje del área ocupada por cada masa de agua (wMAO) en los 44 cruceros. Panel inferior: wMAO de las ACF (izquierda), ASS (centro) y AMCS (derecha) en cruceros donde se desarrollaron eventos El Niño, La Niña y en condiciones normales.

Distribución de la anchoveta dentro de las masas de agua

La anchoveta estuvo presente dentro de las tres principales masas de agua del mar peruano en todos los cruceros, aunque fue mucho más abundante y ocupó una mayor distribución dentro de las ACF (abundancia acústica promedio y área ocupada promedio~ 63.26% y

65.62%, respectivamente) que en las ASS (U de Mann Whitney: $p \sim 0$, abundancia acústica promedio y área ocupada promedio $\sim 13.46\%$ y 13.54% , respectivamente) y que en las AMCS (U de Mann Whitney: $p \sim 0$, abundancia acústica promedio y área ocupada promedio $\sim 18.91\%$ y 18.45% , respectivamente) (Figura 24, panel superior). La relación entre el porcentaje de la abundancia y del área ocupada por la anchoveta dentro de cada una de estas tres masas de agua fue significativamente positiva ($p < 0.001$ para las tres masas de agua; $r^2 = 0.91$ (ACF), 0.90 (ASS) y 0.85 (AMCS)) (Figura 24, panel inferior). Aunque se encontró anchoveta dentro de las ASA en 22 de los 23 cruceros donde estas masas de agua aparecieron, su presencia dentro de las mismas fue despreciable (abundancia acústica promedio y área ocupada promedio $\sim 2.15\%$ y 2.1% , respectivamente) en comparación con lo encontrado en las ACF, ASS y AMCS. La presencia de la anchoveta dentro del grupo de masas de agua ecuatoriales también fue escasa (abundancia acústica promedio y área ocupada promedio en el total de las masas de agua ecuatoriales $\sim 2.9\%$ y 2.8% , respectivamente), salvo en el crucero 080204, donde el porcentaje de la abundancia y del área ocupada dentro de estas masas de agua fue 46.5% y 38.9% , respectivamente. La anchoveta se encontró dentro de las AMRC en los cuatro cruceros donde éstas estuvieron presentes (abundancia acústica promedio y área ocupada promedio $\sim 3.1\%$ y 3.7% , respectivamente).

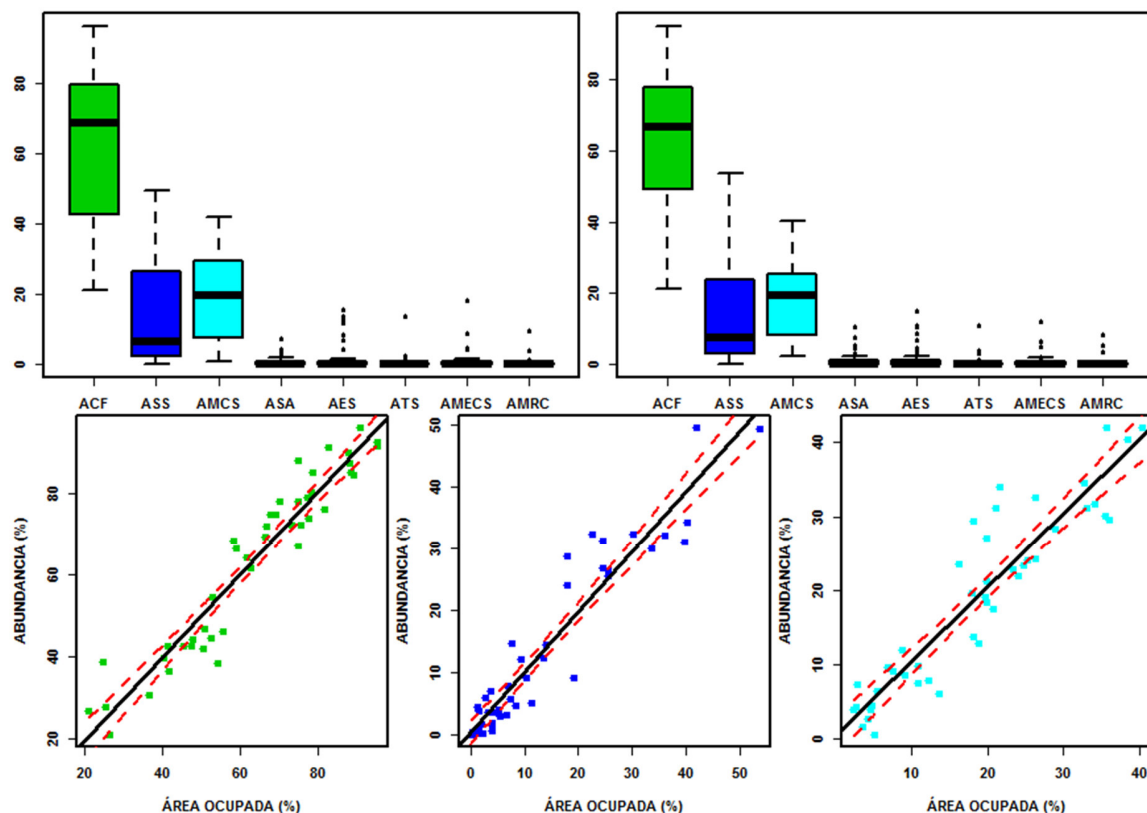


Figura 24. Panel superior: porcentaje de la abundancia (izquierda) y del área ocupada (derecha) por la anchoveta dentro de cada masa de agua en los 44 cruceros. Panel inferior: relación entre la abundancia y el área ocupada por la anchoveta en las ACF (izquierda), ASS (centro) y AMCS (derecha). Las líneas punteadas rojas son los intervalos de confianza al 95%.

Distribución de la múnida dentro de las masas de agua

Al igual que la anchoveta, la múnida estuvo presente dentro de las tres principales masas de agua del mar peruano (ACF, ASS y AMCS) en todos los cruceros. Sin embargo, este crustáceo fue significativamente más abundante y ocupó una mayor distribución dentro de las ACF que la anchoveta (U de Mann Whitney: $p \sim 0$, abundancia acústica promedio y área ocupada promedio $\sim 73.45\%$ y 72.60% , respectivamente) aunque su presencia dentro de las ASS (abundancia acústica promedio y área ocupada promedio $\sim 7.84\%$ y 8.22% , respectivamente) y las AMCS (abundancia acústica promedio y área ocupada promedio $\sim 16.14\%$ y 16.19% , respectivamente) fue significativamente menor a lo

encontrado para la anchoveta (U de Mann Whitney: $p \sim 0$ en ambos casos) (Figura 25, panel superior). La relación entre el porcentaje de la abundancia y del área ocupada por la múnida dentro de cada una de estas tres masas de agua fue significativamente positiva ($p < 0.001$ para las tres masas de agua; $r^2 = 0.89$ (ACF), 0.73 (ASS) y 0.86 (AMCS)) (Figura 25, panel inferior). La presencia de la múnida dentro de las masas de agua restantes fue insignificante en comparación a lo encontrado para las ACF, ASS y AMCS. En efecto, este crustáceo se presentó en 20 de los 23 cruceros en los que las ASA aparecieron (porcentaje de la abundancia y del área ocupada por la múnida $\sim 4.7\%$ y 4.8% , respectivamente). Prácticamente no hubo presencia de esta especie en el grupo de aguas ecuatoriales (abundancia acústica promedio y área ocupada promedio en el total de las masas de agua ecuatoriales $\sim 0.1\%$ y 1.7% , respectivamente). La múnida se encontró dentro de las AMRC en los cuatro cruceros donde éstas estuvieron presentes (abundancia acústica promedio y área ocupada promedio $\sim 4.2\%$ y 4.4% , respectivamente).

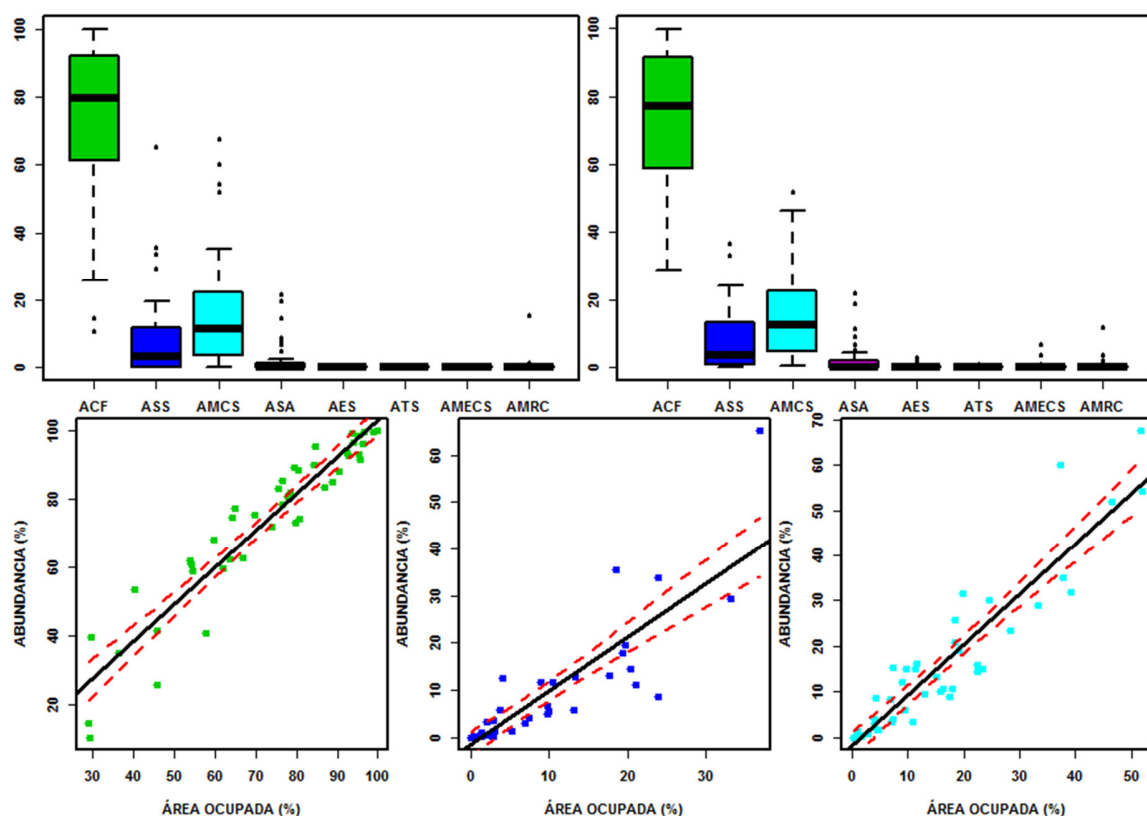


Figura 25. Panel superior: porcentaje de la abundancia (izquierda) y del área ocupada (derecha) por la múnida dentro de cada masa de agua en los 44 cruceros. Panel inferior: relación entre la abundancia y el área ocupada por la múnida en las ACF (izquierda), ASS (centro) y AMCS (derecha).

SERIES DE TIEMPO

Índices de abundancia y distribución espacial

En los Anexos 8 y 9 se presenta una tabla con los valores de los índices de abundancia y distribución espacial de la anchoveta y de la múnida calculados por cada crucero.

Índice de abundancia (sA)

Las series de tiempo de la abundancia acústica total (sA) de la anchoveta y de la múnida se encontraron en fase (Figura 26, izquierda). En efecto, el análisis de correlación cruzada (ACC) indicó que ambas series estuvieron significativamente correlacionadas sin desfase

temporal (Lag de máxima correlación=0 años, $p=0.01$) (Figura 26, derecha). Estas series presentaron tres patrones: En el periodo 1998-2004 la abundancia de ambas especies aumentó. El inicio de este periodo coincidió con el final del evento El Niño extremo de 1997-1998. En los años 2004-2009 el patrón fue descendente en ambas series. Al final de este intervalo se presentó un evento El Niño moderado y un evento La Niña fuerte. El último patrón de ambas series se detectó entre los años 2009-2013 y tuvo tendencia ascendente, lo cual indicó que la abundancia de ambas especies volvió a aumentar en este lapso. En este último intervalo incidieron dos eventos La Niña. En promedio, la abundancia de la anchoveta fue 2.96 veces superior a la presentada por la múnida (U de Mann Whitney: $p \sim 0$, sA promedio anchoveta: $1.34 \times 10^6 \text{ m}^2/\text{mn}^2$, sA promedio múnida: $0.45 \times 10^6 \text{ m}^2/\text{mn}^2$). El valor más pequeño de sA en ambas series se dio en 1998, cuando se desarrolló la etapa final de El Niño extremo de 1997-1998 (Figura 26, izquierda).

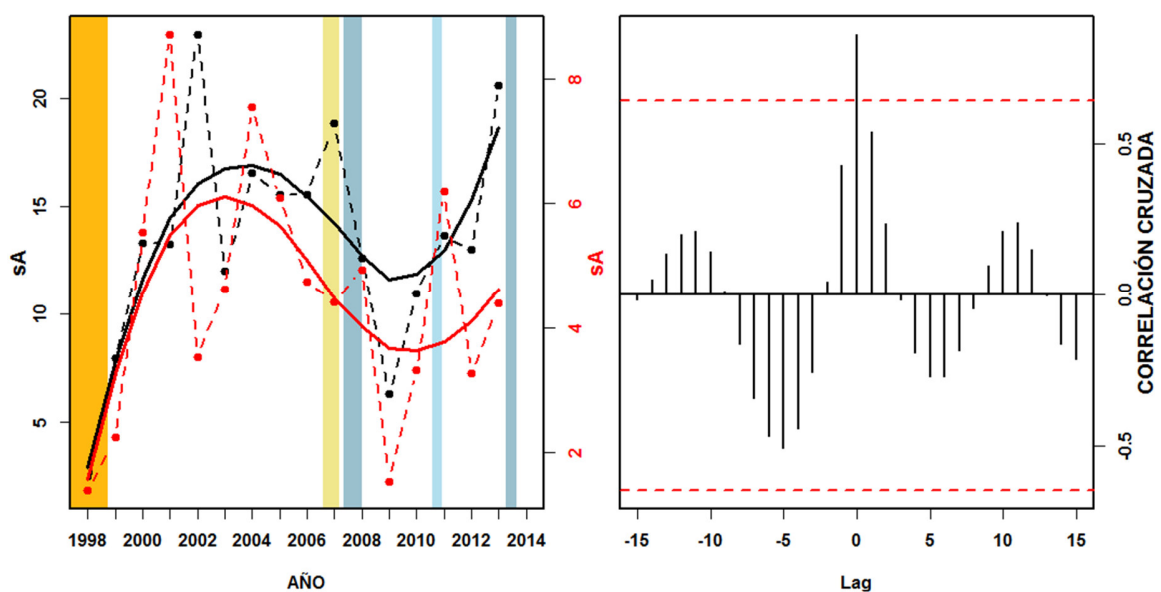


Figura 26. Izquierda: series de tiempo anuales de la abundancia acústica total (sA). Las líneas negras corresponden a la serie de anchoveta; las rojas, a la de múnida. Las líneas punteadas son los promedios anuales; las líneas sólidas, las tendencias (escala de los ejes verticales: $1 \times 10^5 \text{ m}^2/\text{mn}^2$). Las barras verticales representan la extensión de eventos

El Niño extremos (naranja), moderados (mostaza) y de eventos La Niña fuertes (azul) y moderados (celeste). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Índice de área ocupada (AO)

A diferencia del sA, las series de tiempo de la proporción del área ocupada (AO) por la población de la anchoveta y de la múnida en el MP no presentaron ninguna relación significativa (Figura 27, derecha). Aunque en ambas series se detectó tres patrones con la misma dirección (Figura 27, izquierda), estos estuvieron desfasados en el tiempo (Lag de máxima correlación=+1 año). El primer patrón fue ascendente en ambas series, sin embargo este se extendió 5 años en el caso de la anchoveta (1998-2002) y 4 años en la serie de la múnida (1998-2001). Este proceso de expansión fue más dramático en la serie de anchoveta (pendiente más inclinada. Entre los años 2002-2009 (anchoveta) y 2001-2008 (múnida) el área de distribución de ambas especies se contrajo (patrón descendente) aunque este declive fue más intenso en el caso de la múnida (pendiente más inclinada). El último patrón detectado indicó que ambas especies expandieron su área de distribución rápidamente (patrón ascendente, pendiente muy inclinada) entre los años 2009-2013 (anchoveta) y 2008-2013 (múnida). En promedio, el área ocupada por la anchoveta fue 2.21 veces más extensa que la ocupada por la múnida (U de Mann Whitney: $p \sim 0$, AO promedio anchoveta: 0.35, AO promedio múnida: 0.16).

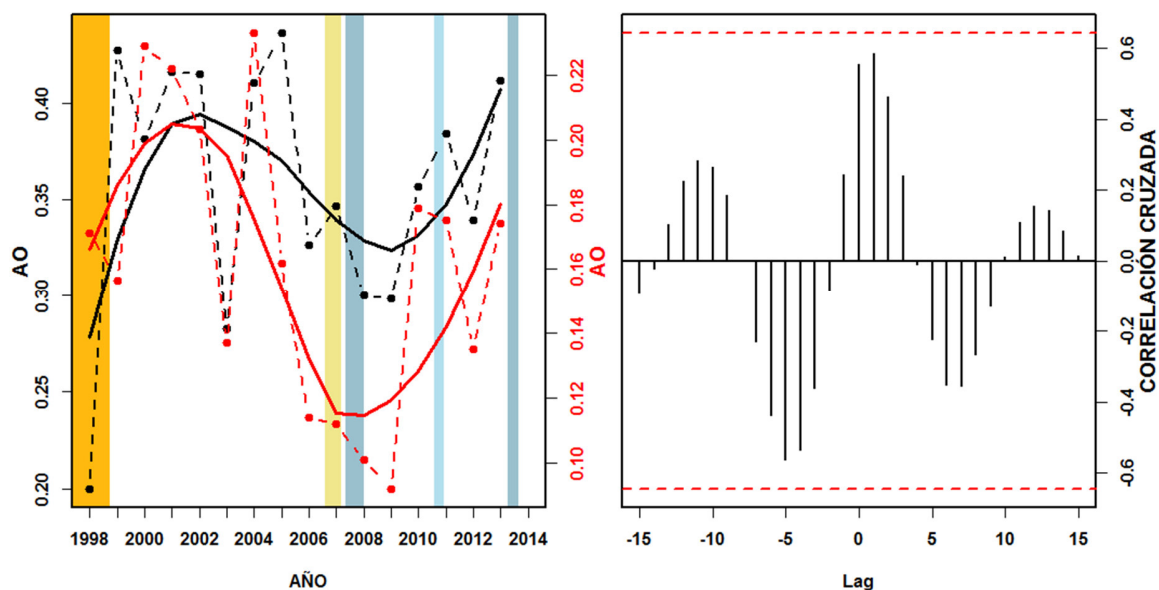


Figura 27. Izquierda: series de tiempo anuales de la proporción del área ocupada (AO). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Índice de ocupación espacial (Ss)

En los Anexos 4 y 5 se presentan las gráficas a partir de las cuales se obtuvo el índice de ocupación espacial (Ss) de las distribuciones de anchoveta y múnida por crucero. Las series de tiempo del Ss de ambas especies estuvieron correlacionadas positivamente (Lag de máxima correlación=0 años, $p=0.01$) (Figura 28, derecha). Se determinó tres patrones: en el primero se observó que las poblaciones de anchoveta y múnida sufrieron un proceso de desagregación (tendencia descendente) desde el inicio de las series hasta 2005. La tendencia de ambas series fue ascendente entre los años 2005-2009. Finalmente, se observó un proceso de dispersión en el periodo 2009-2013, caracterizado por la incidencia de dos eventos La Niña. En promedio, la anchoveta se encontró ligeramente más agregada que la múnida (U de Mann Whitney: $p<0.05$, Ss promedio anchoveta: 17.19; Ss promedio múnida: 16.01). El máximo valor de Ss se encontró al inicio de ambas series, coincidiendo con la finalización de El Niño extremo de 1997-1998 (Figura 28, izquierda).

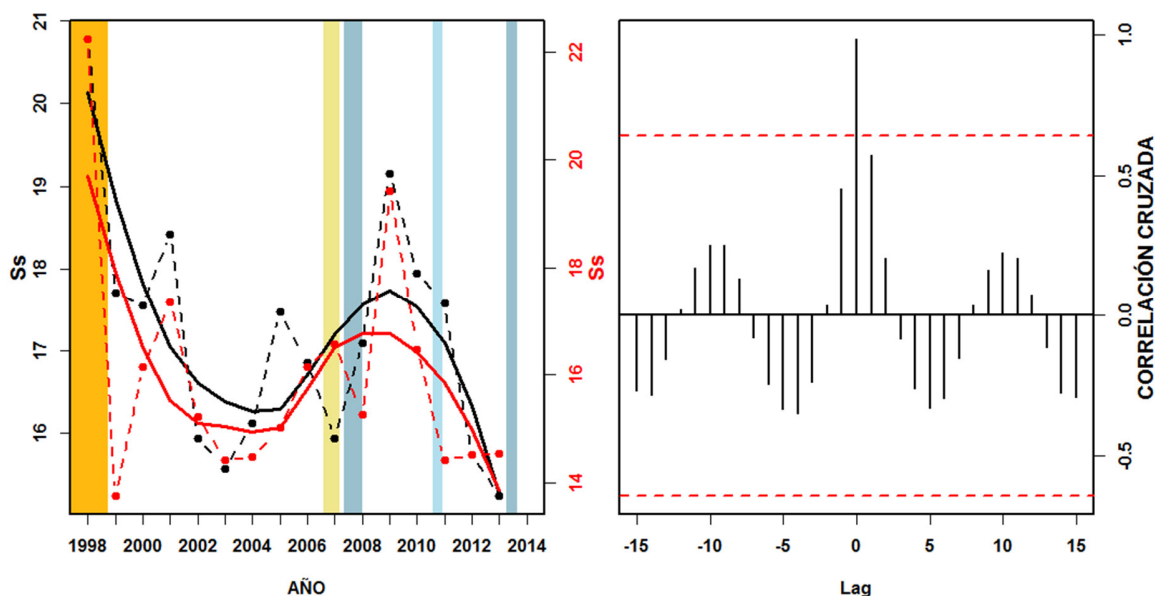


Figura 28. Izquierda: series de tiempo anuales del índice de ocupación espacial (Ss). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Índice de conglomeración (Clust)

En los Anexos 6 y 7 se presentan los gráficos de las curvas k-empíricas de las distribuciones de anchoveta y múnida por cada crucero. Las series de tiempo del índice Clust de ambas especies estuvieron correlacionados positivamente, aunque hubo desfase temporal (Lag de máxima correlación=-2 años, $p=0.01$) (Figura 29, derecha). En el caso de la múnida se observó un único patrón, el cual tuvo una tendencia descendente. Se detectó tres patrones en la serie de anchoveta (Figura 29, izquierda). El primer patrón observado (1998-2000) fue ascendente. El segundo patrón fue descendente y se manifestó entre los años 2000-2007, con un evento El Niño fuerte al final de este intervalo. El decaimiento observado en esta tendencia fue más fuerte que el observado en el único patrón de la múnida (pendiente más inclinada). El último patrón detectado se dio en el periodo 2007-2013 (caracterizado por la incidencia de tres eventos La Niña) y tuvo una tendencia ascendente. En promedio, la múnida se encontró ligeramente más conglomerada que la anchoveta (Clust promedio

anchoveta: 0.44; Clust promedio múnida: 0.47), aunque esta diferencia no fue significativa (U de Mann Whitney: $p=0.402$).

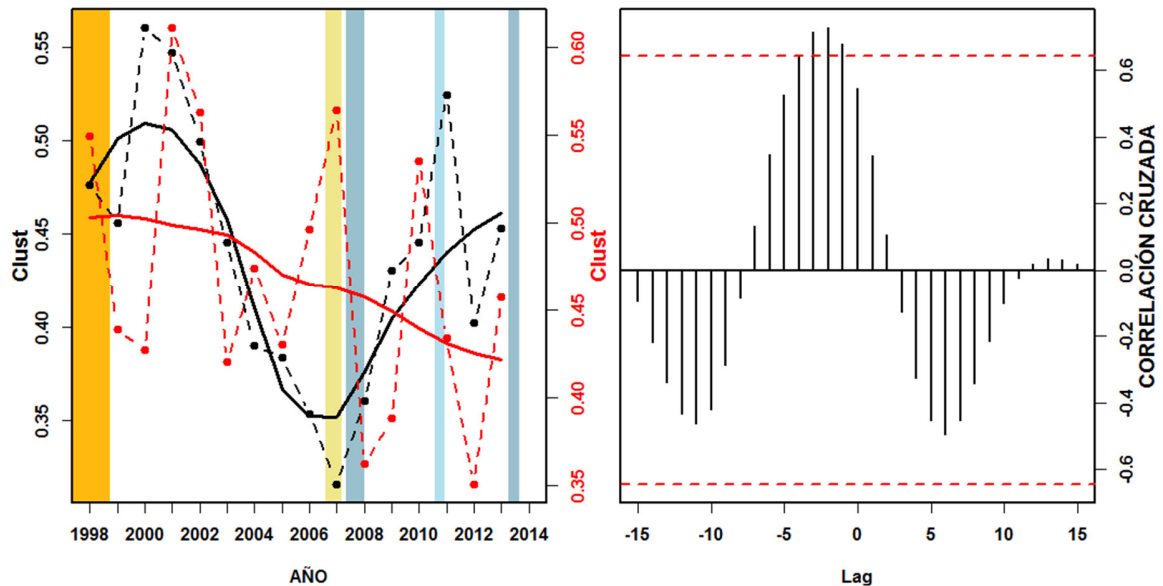


Figura 29. Izquierda: series de tiempo anuales del índice de conglomeración (Clust). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Centro de gravedad (componente longitudinal, CGx)

Las series de tiempo del CGx de anchoveta y múnida estuvieron correlacionadas significativamente sin desfase temporal (Lag de máxima correlación=0 años, $p=0.01$) (Figura 30, derecha). En ambas series se determinó tres patrones, los cuales estuvieron en fase (Figura 30, izquierda). El primer patrón observado (1998-2002) tuvo una tendencia negativa, lo cual indicó que el centro de gravedad de ambas poblaciones se alejó de la costa. En los años 2002-2009 los centros de gravedad se desplazaron hacia el este (patrón ascendente), lo cual evidenció un retorno de ambas especies a la costa. Entre los años 2009-2013 (presencia de dos eventos La Niña) las distribuciones de ambas especies volvieron a alejarse de la costa (patrón descendente). En promedio, la múnida tuvo una distribución más costera que la anchoveta (U de Mann Whitney: $p\sim 0$, CGx promedio

anchoveta: -78.21, CGx promedio múnida: -76.97). Cabe resaltar que el valor de CGx más costero de ambas series coincidió con la fase final del evento El Niño 1997-1998.

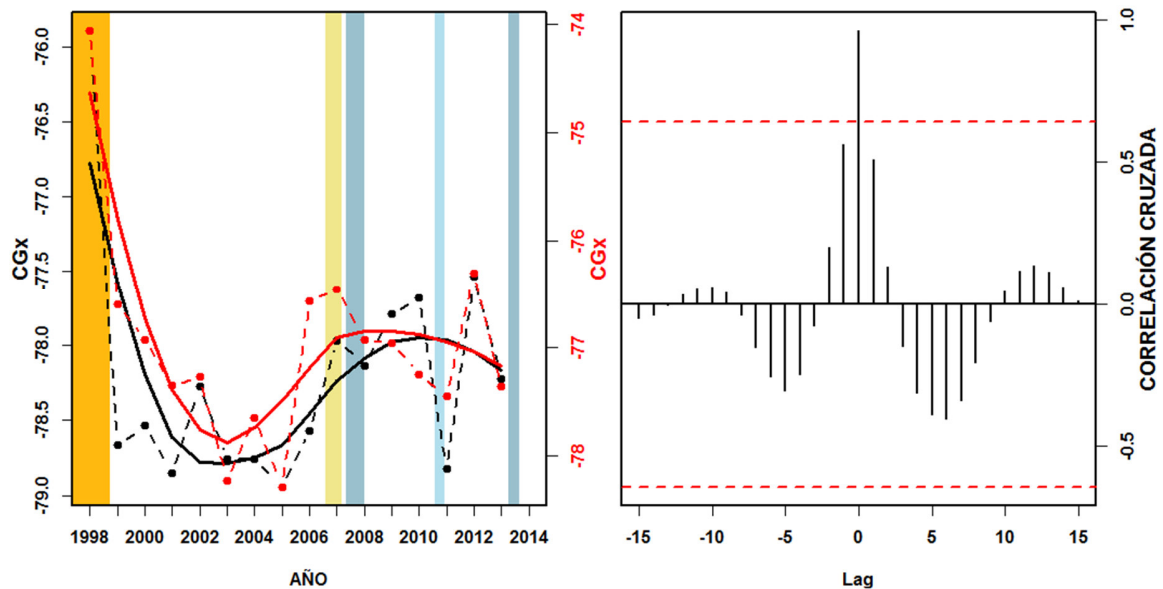


Figura 30. Izquierda: series de tiempo anuales del componente longitudinal del centro de gravedad (CGx). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Centro de gravedad (componente latitudinal, CGy)

La relación entre las series de tiempo del CGy de ambas especies fue significativamente positiva sin desfase temporal (Lag de máxima correlación=0 años, $p=0.01$) (Figura 31, derecha). Al igual que con el CGx, las tendencias de las series de CGy se encontraron en fase (Figura 31, izquierda). Se determinó tres patrones: el primero se manifestó desde el inicio de las series hasta 2002 y tuvo una tendencia ascendente, lo cual mostró que el centro de masas de la anchoveta y múnida se dirigió hacia el Norte. En el segundo patrón (2002-2009) se evidenció un retorno de ambas poblaciones al Sur. Finalmente, entre los años 2009 y 2013 (presencia de dos eventos La Niña) los centros de gravedad de estas especies volvieron a desplazarse hacia el Norte. En promedio, la población de múnida se encontró más al sur que la población de anchoveta (U de Mann Whitney: $p \sim 0$, CGy promedio

anchoveta: -10.51, CGy promedio múnida: -12.30). El valor de CGy más austral de ambas series coincidió con la fase final del evento El Niño 1997-1998.

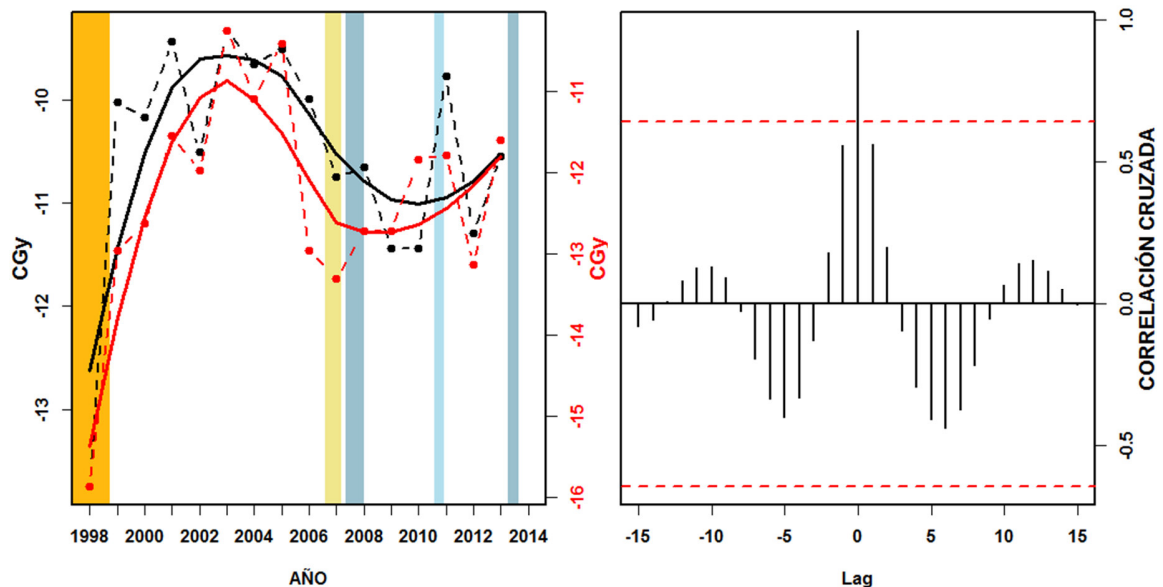


Figura 31. Izquierda: series de tiempo anuales del componente latitudinal del centro de gravedad (CGy). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Inercia (I)

La relación entre las series de tiempo de la inercia (I) de ambas especies fue significativamente positiva sin desfase temporal (Lag de máxima correlación=0 años, $p=0.01$) (Figura 32, derecha). Se encontró tres patrones en ambas series (Figura 32, izquierda). Aunque en el primer patrón se observó que ambas poblaciones se dispersaron, este proceso tuvo una mayor duración en la serie de anchoveta (1998-2005) que en la serie de múnida (1998-2001). El siguiente patrón tuvo una tendencia descendente en ambas series, lo cual indicó que tanto la anchoveta (2005-2008) como la múnida (2001-2008) disminuyeron su dispersión alrededor de sus centros de gravedad. Finalmente, en el periodo 2008-2013 (presencia de dos eventos La Niña) ambas especies volvieron a dispersarse. Este último proceso de dispersión fue mucho más fuerte que el primero

(pendiente más inclinada). En promedio, la anchoveta se encontró más dispersa que la múnida (U de Mann Whitney: $p \sim 0$, I promedio anchoveta: 13.44, I promedio múnida: 9.57).

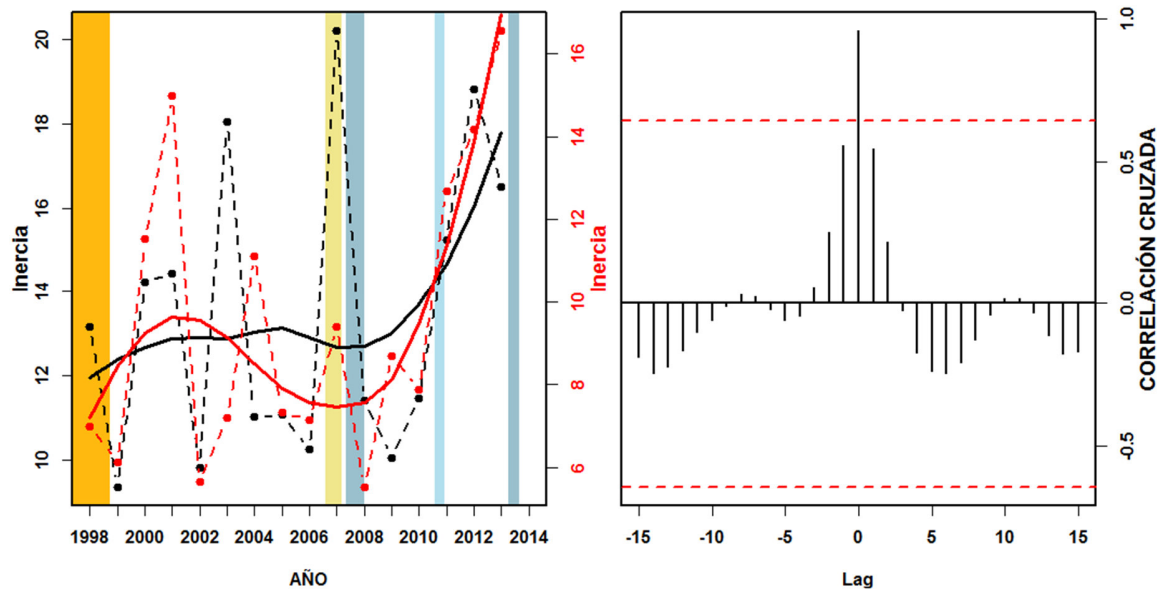


Figura 32. Izquierda: series de tiempo anuales de la inercia (I). Derecha: análisis de correlación cruzada entre la tendencia de ambas series.

Índice global de colocación (IGC)

En el Anexo 10 se presentan los valores del IGC obtenidos por crucero. Como ya se mencionó en el inciso del índice de área ocupada (AO) el área de distribución de la anchoveta fue más extensa que el de la múnida. Como complemento a estos resultados se puede apreciar en la Figura 33 (izquierda) que en el MP y en la extensión temporal de este estudio la distribución de este crustáceo se encontró dentro de la distribución de la anchoveta. En efecto, los valores de la serie del IGC (Figura 33, derecha) fueron mayores a 0.8 (IGC promedio: 0.90), lo cual indicó que la sobreposición entre ambas poblaciones fue muy fuerte en todos los años. En esta serie se determinó tres patrones. Entre los años 1998-2003 el IGC tuvo una tendencia ascendente, lo cual indicó que el área compartida por ambas poblaciones aumentó en este lapso. Aunque en el segundo patrón (2003-2007) se

apreció un decaimiento del IGC (tendencia descendente) la sobreposición siguió siendo fuerte en estos años ($IGC > 0.8$). Finalmente, en el periodo 2007-2013 la sobreposición volvió a intensificarse (patrón con tendencia ascendente). En este último periodo incidieron tres eventos La Niña. El valor más bajo de la tendencia del IGC coincidió con la fase final del evento El Niño extraordinario de 1997-1998.

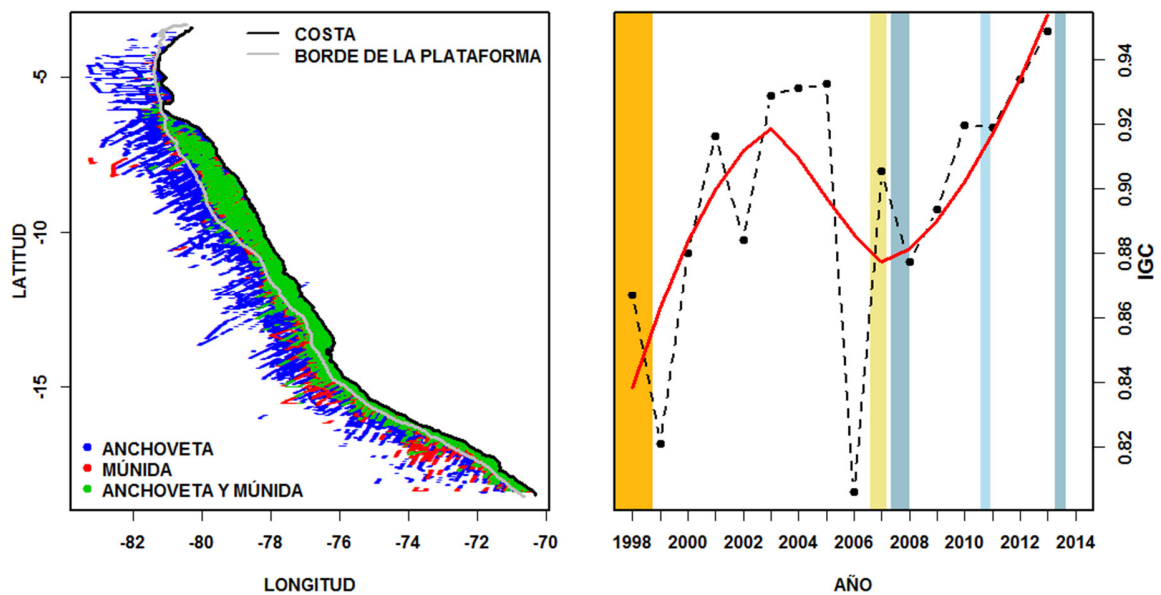


Figura 33. Izquierda: Distribución horizontal de los UBM con presencia de anchoveta (azul), múnida (rojo) y ambas especies (verde) tomados en los 44 cruceros. Derecha: serie de tiempo anual del índice global de colocación (IGC). La línea negra punteada representa los promedios anuales; la roja sólida, la tendencia.

Indicadores de masas de agua (wmAO y wmDC)

En las series de tiempo anuales de la proporción del área ocupada (wmAO) y distancia a la costa promedio (wmDC) de las masas de agua de mayor extensión en el MP (ACF, ASS y AMCS) se observó que los patrones de las ASS y las AMCS se encontraron en fase, pero fueron opuestos a los de las ACF (Figura 34): en los años 1998-2003 y 2008-2013, cuando éstas dominaron (aumento del wmAO y del wmDC), las ASS se retiraron del sistema (disminución del wmAO y aumento del wmDC) y las AMCS se contrajeron (disminución del

wmAO) y se alejaron de la costa (aumento del wmDC). El intervalo 1998-2003 se caracterizó por la presencia del evento El Niño extraordinario de 1997-1998, mientras que entre los años 2008-2013 se presentaron tres episodios La Niña (dos fuertes y un moderado). Por el contrario, en el intervalo 2004-2007, las ACF se contrajeron dentro de la costa (disminución de wmAO y wmDC) mientras que las ASS y las AMCS se expandieron y se acercaron a la costa (aumento del wmAO y disminución del wmDC). Al final de este lapso hubo un evento El Niño moderado.

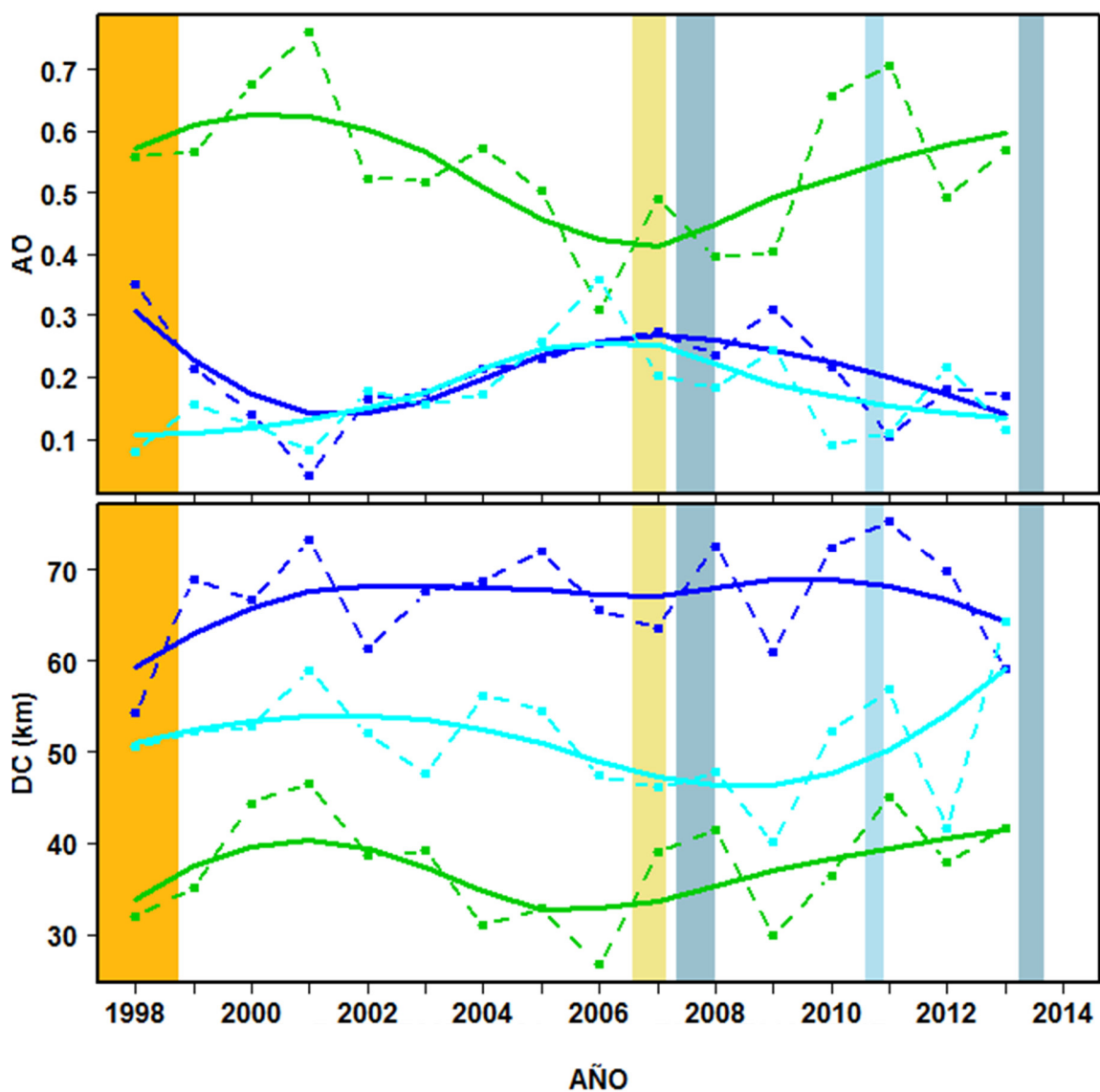


Figura 34. Series de tiempo anuales del porcentaje del área ocupada (wMAO, panel superior) y la distancia a la costa promedio (wmDC, panel inferior) de las ACF (líneas verdes), ASS (líneas azules) y AMCS (líneas celestes). Las líneas punteadas son los promedios anuales, las líneas continuas son las tendencias.

Preferencia por las masas de agua (wmPREF)

Las series de tiempo anuales de la preferencia de la múnida y la anchoveta (wmPREF) por las tres principales masas de agua del MP mostraron que ambas especies estuvieron fuertemente asociadas a las ACF (Figura 35, panel superior). En promedio, esta asociación fue más fuerte en la múnida que en la anchoveta (U de Mann Whitney: $p \sim 0$, wmPREF promedio múnida: 1.44, wmPREF promedio anchoveta: 1.20). La relación con las AMCS fue neutral en el caso de la anchoveta (wmPREF promedio: 1.04) y más fuerte que la presentada por la múnida (wmPREF promedio: 0.78, U de Mann Whitney: $p < 0.01$). No existió ninguna asociación entre las dos especies estudiadas y las ASS (wmPREF promedio anchoveta: 0.58, wmPREF promedio múnida: 0.33). Se detectó dos patrones en la serie de anchoveta y tres en la serie de múnida: el primer patrón indicó que ambas especies disminuyeron su preferencia por las ACF (tendencia negativa), sin embargo este patrón fue más extenso en la serie de anchoveta (1998-2005) que en la serie de múnida (1998-2001). En el caso de la anchoveta este proceso fue más fuerte entre los años 1998-2001 (pendiente más inclinada) que en el intervalo 2001-2005. El segundo patrón de la múnida (2001-2007) tuvo una tendencia ascendente, lo cual indicó que la asociación entre este crustáceo y las ACF se intensificó en este periodo. El último patrón de la serie de anchoveta (tendencia positiva, 2009-2013) fue antagónico con el último patrón de la serie de múnida (tendencia negativa, 2007-2013). Cabe resaltar que, en el caso de la anchoveta, la serie de la preferencia por las ACF estuvo correlacionada negativamente con las series de la preferencia por las ASS y AMCS. Por otro lado, entre el 2001-2009 la preferencia de la anchoveta por las AMCS fue similar a la preferencia por las ACF (U de Mann Whitney: $p \sim 0$). En el caso de la múnida no hubo correlación entre ninguna de sus tres series.

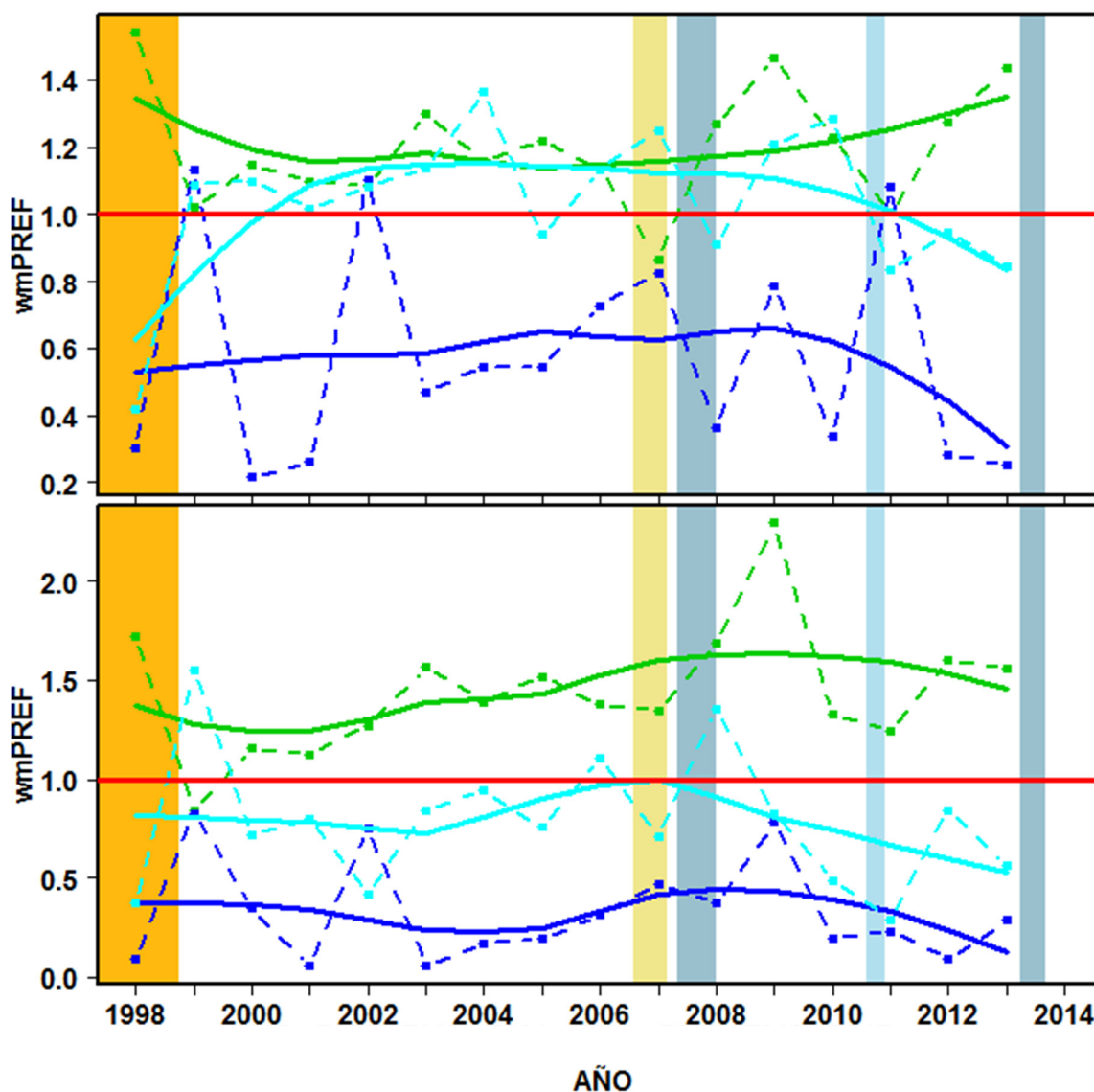


Figura 35. Series de tiempo anuales del índice de preferencia (wmPREF) por las ACF (líneas verdes), ASS (líneas azules) y AMCS (líneas celestes) de la anchoveta (panel superior) y la múnida (panel inferior). Los valores por encima/debajo de la línea roja indican preferencia/no preferencia de una especie hacia determinada masa de agua.

RELACIÓN ENTRE LOS ÍNDICES POBLACIONALES Y LOS INDICADORES DE MASAS DE AGUA

En los análisis de componentes principales (PCA) se observó que, en el caso de la múnida, la serie de tiempo del sA estuvo positivamente correlacionada con las series del CGy, I, IGC y el wmDC de las ACF (dcACF) y ASS (dcASS) y negativamente correlacionado con

el Ss, CGx y el AO de las ASS (aoASS). El AO estuvo positivamente correlacionado con el Clust, aoACF y dcAMCS y negativamente correlacionado con el prefACF y el aoAMCS (Figura 36, izquierda). Respecto a la anchoveta, el sA estuvo positivamente correlacionado con el CGy, IGC, AO y dcACF y negativamente correlacionado con el CGx, Ss y el aoASS. El prefACF estuvo asociado positivamente al Clust, CGx y aoACF y negativamente al CGy, dcASS y dcAMCS (Figura 36, derecha).

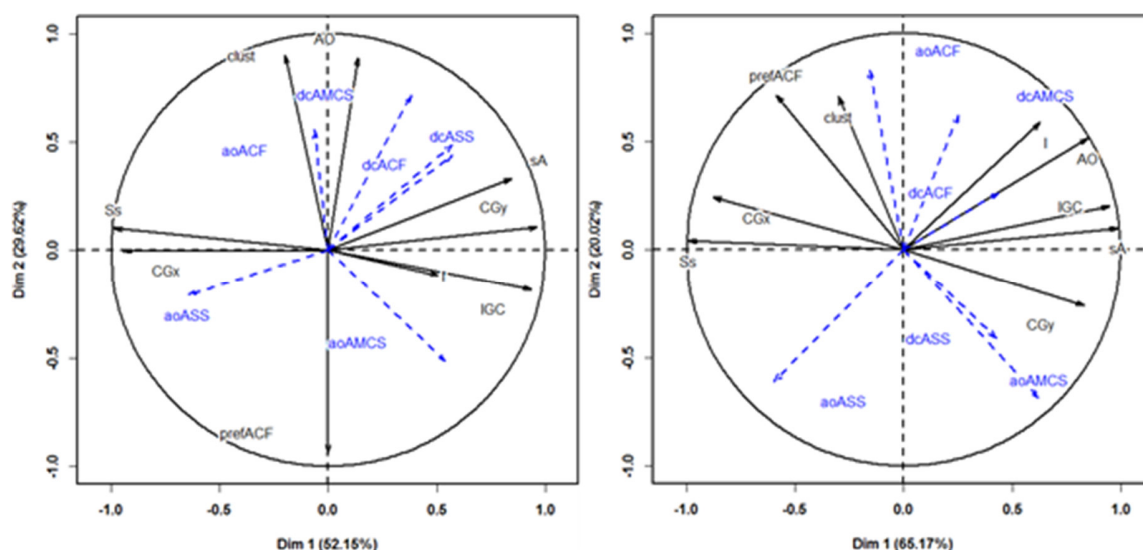


Figura 36. PCA entre las series de tiempo de los índices poblacionales (flechas negras) de múnida (izquierda) y anchoveta (derecha) y las series de los indicadores de masas de agua (flechas azules).

SÍNTESIS DE NICHOS A ESCALA LOCAL (~1 mn)

Los modelos aditivos generalizados (GAM) totales (incluyendo los datos de todos los cruceros) indicaron que las relaciones entre la probabilidad de presencia/ausencia y el logaritmo de la abundancia acústica ($\text{Log}(\text{NASC}+1)$) de la anchoveta y de la múnida con los componentes bióticos y abióticos del ecosistema fueron no lineales ($\text{edf}>1$ en todos los casos) y significativas ($p=0$ en todos los casos) (Tablas 3 y 4, Figuras 37 y 38).

Tabla 4: Resultados de los GAM univariados de la relación entre la presencia/ausencia de las especies estudiadas y las variables ambientales. DE= desviación explicada, edf= grados de libertad estimados.

N° DATOS	MODELO	MÚNIDA				ANCHOVETA			
		edf	F	p	DE	edf	F	p	DE
305896	PRESENCIA~s(TSM)	8.801	11022	0	7.36%	8.919	10457	0	4.54%
305896	PRESENCIA~s(SSM)	8.961	11417	0	7.94%	8.954	13735	0	5.28%
280704	PRESENCIA~s(OSM)	8.891	8444	0	4.07%	8.906	12011	0	3.69%
54907	PRESENCIA~s(proFOX)	7.821	3602	0	14.80%	7.387	6939	0	13.20%
54867	PRESENCIA~s(Log(FL+1))	8.104	5974	0	37.80%	8.554	4405	0	7.67%
305896	PRESENCIA~s(DBP)	8.982	24187	0	21.80%	7.984	49728	0	17.30%

Tabla 5: Resultados de los GAM univariados de la relación entre el logaritmo del NASC de las especies estudiadas y las variables ambientales.

N° DATOS	MODELO	MÚNIDA				ANCHOVETA			
		edf	F	p	DE	edf	F	p	DE
305896	Log(NASC+1)~s(TSM)	8.83	1285	0	3.64%	8.962	903.4	0	2.59%
305896	Log(NASC+1)~s(SSM)	8.998	1476	0	4.16%	8.977	1437	0	4.06%
280704	Log(NASC+1)~s(OSM)	8.943	874.2	0	2.73%	8.939	1109	0	3.44%
54907	Log(NASC+1)~s(proFOX)	8.946	567.6	0	8.51%	8.829	896.3	0	12.80%
54867	Log(NASC+1)~s(Log(FL+1))	8.755	2410	0	28.30%	8.187	413.9	0	6.25%
305896	Log(NASC+1)~s(DBP)	8.998	5137	0	13.10%	8.927	6611	0	16.30%

Temperatura superficial (TSM)

La TSM no tuvo mucha influencia en la distribución y abundancia de ambas especies ($DE_{GAM \text{ presencia/ausencia}}$: 7.36% múnida, 4.54% anchoveta; $DE_{GAM \text{ Log(NASC)}}$: 3.64% múnida, 6.25% anchoveta). La probabilidad de encontrar anchoveta fue constante en un amplio rango de temperaturas (~13-24°C) (Figura 37, panel superior izquierdo). La abundancia de esta especie también fue constante entre 16-23 °C, aunque mostró una ligera preferencia (dos pequeños picos de abundancia) por valores entre 16-17 °C y 21-23 °C (Figura 38, panel superior izquierdo). En cambio, la probabilidad de encontrar múnida así como los mayores valores del Log (NASC+1) se encontraron asociados a las temperaturas más bajas de todo el set de datos (~13 °C) (Figuras 37 y 38, panel superior izquierdo).

Salinidad superficial (SSM)

La SSM tampoco tuvo mucha influencia en la distribución y abundancia de ambas especies ($DE_{GAM \text{ presencia/ausencia}}$: 7.94% múnida, 5.28% anchoveta; $DE_{GAM \text{ Log(NASC)}}$: 4.16% múnida,

4.26% anchoveta). La relación entre la probabilidad de encontrar múnida y la salinidad fue positiva entre los 34-35.25 ups. La probabilidad de encontrar anchoveta fue más alta a ~35 ups (Figura 37, panel superior intermedio). Respecto a la abundancia, ambas especies presentaron un único pico cuyo rango asociado de salinidad fue 34-35.1 ups en el caso de la anchoveta y 34.5-35.1 ups en el caso de la múnida. El rango de salinidad al cual se encontró asociado el pico de abundancia de la múnida fue prácticamente el mismo rango de las ACF (34.8-35 ups). En el caso de la anchoveta, el pico de abundancia encontrado no solamente estuvo asociado a las ACF sino también a salinidades propias de las AMCS (34-34.8 ups) (Figura 38, panel superior intermedio).

Oxígeno disuelto superficial (OSM)

El OSM tuvo poca influencia en la distribución y abundancia de ambas especies (DE_{GAM} presencia/ausencia: 4.07% múnida, 3.69% anchoveta; $DE_{GAM} \text{ Log(NASC)}$: 2.73% múnida, 3.44% anchoveta). La relación de la anchoveta y la múnida con este parámetro fue similar (Figuras 37 y 38, panel superior derecho). La probabilidad de presencia así como la abundancia acústica de ambas especies fueron mínimas en aguas con valores de oxígeno disuelto entre 5 y 6 mL/L. Ambas especies presentaron dos picos de probabilidad de presencia y de abundancia: el primero estuvo asociado a un rango de OSM entre 3-4 mL/L, mientras que el segundo (con abundancias más altas) se encontró asociado a valores entre 8-9 mL/L. No se tomó en cuenta las relaciones estimadas para ambas especies con los valores de OSM entre 0.7 y 3 mL/L y mayores a 9 mL/L debido a que los intervalos de confianza de las mismas fueron muy amplios (relaciones estimadas poco realistas).

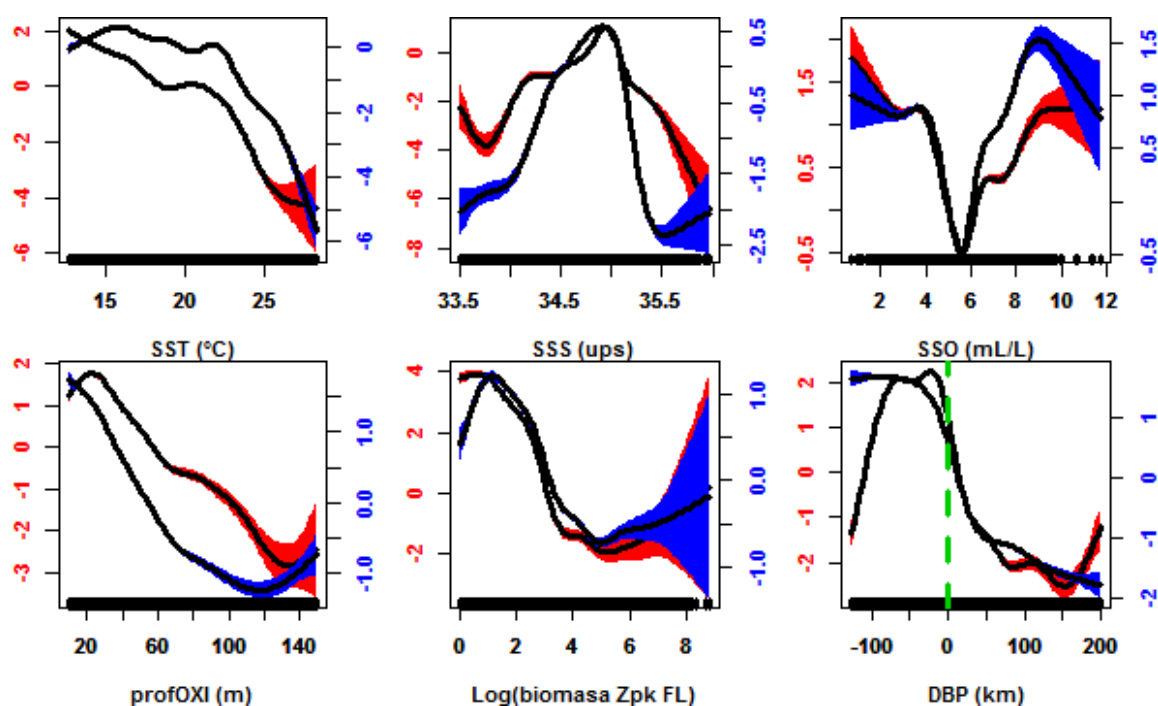


Figura 37. GAMs de la presencia/ausencia de las especies estudiadas respecto a la temperatura superficial del mar (TSM, panel superior izquierdo), salinidad superficial del mar (SSM, panel superior intermedio), oxígeno disuelto superficial del mar (OSM, panel superior derecho), profundidad de la oxiclina (profOXI, panel inferior izquierdo), logaritmo de la biomasa del macrozooplancton Fluid-like (Log (Biomasa Zpk FL), panel inferior intermedio) y la distancia al borde de la plataforma (DBP, panel inferior derecho). Las líneas negras son las relaciones modeladas. Las bandas (rojas=múnida, azules=anchoveta) son los intervalos de confianza al 95%. Las barras negras ubicadas en el eje x indican la posición de los datos.

Profundidad de la oxiclina ($_{profOXI}$)

La $_{profOXI}$ tuvo una mayor influencia que los parámetros ambientales clásicos (TSM, SSM, OSM) en la probabilidad de presencia y la abundancia de ambas especies (DE_{GAM} presencia/ausencia: 14.8% múnida, 13.2% anchoveta; DE_{GAM} Log(NASC): 8.5% múnida, 12.8% anchoveta). Los GAM de la presencia/ausencia y el Log (NASC+1) de ambas especies con la $_{profOXI}$ (Figuras 37 y 38, panel inferior izquierdo) mostraron que tanto la anchoveta como la múnida estuvieron distribuidas en aguas donde la oxiclina se encontró a profundidades menores a 100 m. La múnida presentó una mayor probabilidad de presencia y un único pico

de abundancia en un rango de $_{prof}OXI$ entre 25 y 40 m. En cambio, la probabilidad más elevada de encontrar anchoveta así como sus valores más altos de abundancia se encontraron donde la oxiclina fue lo más somera posible ($_{prof}OXI \sim 9.3$ m).

Biomasa del macrozooplancton tipo Fluid-like ($_{biom}ZPK$)

El logaritmo de la biomasa del macrozooplancton tipo Fluid-like ($\text{Log } (_{biom}ZPK+1)$) fue la variable que más influyó en la probabilidad de presencia y la abundancia de la múnida, aunque tuvo poca influencia en la anchoveta ($DE_{GAM \text{ presencia/ausencia}}$: 37.8% múnida, 7.67% anchoveta; $DE_{GAM \text{ Log(NASC)}}$: 28.3% múnida, 6.25% anchoveta). La relación entre el $\text{Log } (NASC+1)$ y el $\text{Log } (_{biom}ZPK+1)$ fue diferente entre especies. La múnida tuvo una relación antagónica con el macrozooplancton (Figuras 37 y 38, panel inferior intermedio). En efecto, este crustáceo buscó estar distribuido en zonas donde el macrozooplancton estuvo ausente (probabilidad de presencia y $\text{Log } (NASC+1)$ máximos cuando $\text{Log } (_{biom}ZPK+1)=0$). En cambio, la anchoveta presentó un pico probabilidad de presencia y de $\text{Log } (NASC+1)$ asociada a un rango de $\text{Log } (_{biom}ZPK+1)$ entre 1 y 3. Aunque la abundancia de ambas especies mostró una relación positiva con la biomasa del macrozooplancton cuando el $\text{Log } (_{biom}ZPK+1)$ fue mayor a 7 los intervalos de confianza de las mismas fueron muy amplios, por lo cual estas no fueron consideradas.

Distancia al borde de la plataforma (DBP)

La distancia al borde de la plataforma (DBP) fue la variable que más influyó en la probabilidad de presencia y la abundancia de la anchoveta, y fue la segunda variable con más influencia en la múnida ($DE_{GAM \text{ presencia/ausencia}}$: 21.8% múnida, 17.3% anchoveta; $DE_{GAM \text{ Log(NASC)}}$: 13.1% múnida, 16.3% anchoveta). En el GAM de la relación entre la probabilidad de presencia de anchoveta y múnida y la DBP (Figura 37, panel inferior derecho) se observó que es más probable encontrar ambas especies dentro de la plataforma continental. Sin

embargo, la múnida prefirió habitar en zonas más cercanas al límite de la plataforma que la anchoveta. En efecto, la probabilidad de encontrar múnida se mantuvo constante en un rango de DBP de -90 a 0 km, mientras que la probabilidad de que la anchoveta esté presente fue constante cuando la DBP tuvo valores entre -125 (valor mínimo de todo el set de datos) y -50 km. Respecto a la abundancia, se observó un único pico de Log (NASC+1) de múnida el cual estuvo asociado a valores de DBP entre -50 y 0 km, mientras que la máxima abundancia de anchoveta se encontró en valores de DBP entre -125 y -50 km (Figura 38, panel inferior derecho).

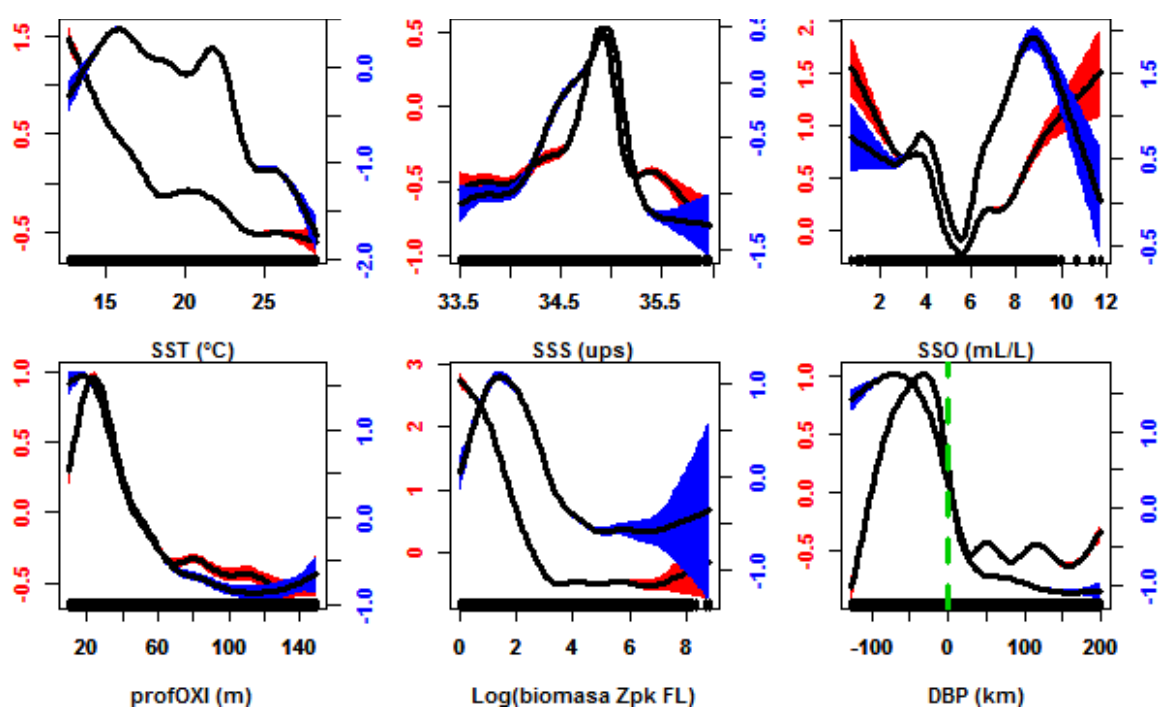


Figura 38. GAMs del logaritmo de la abundancia acústica (Log (NASC+1)) de las especies estudiadas respecto a la temperatura superficial del mar (TSM, panel superior izquierdo), salinidad superficial del mar (SSM, panel superior intermedio), oxígeno disuelto superficial del mar (OSM, panel superior derecho), profundidad de la oxiclina (profOXI, panel inferior izquierdo), logaritmo de la biomasa del macrozooplancton Fluid-like (Log (Biomasa Zpk FL), panel inferior intermedio) y la distancia al borde de la plataforma (DBP, panel inferior derecho).

Interacciones entre especies a escala local

La relación entre el Log (NASC+1) de múnida con la probabilidad de presencia y el Log (NASC+1) de anchoveta fue significativa ($p=0$) en ambos casos. Sin embargo, la abundancia de este crustáceo influyó muy poco en la distribución (probabilidad de presencia y abundancia) de la anchoveta ($DE_{GAM} \text{ presencia/ausencia: } 3.88\%$; $DE_{GAM} \text{ Log(NASC): } 3.67\%$). En el caso del GAM de la probabilidad de presencia, la relación fue positiva cuando el Log (NASC+1) de múnida fue menor a 1.5, a partir de este valor la probabilidad de encontrar anchoveta se mantuvo constante (Figura 39, izquierda). La relación entre el Log (NASC+1) de ambas especies fue positiva (Figura 39, derecha).

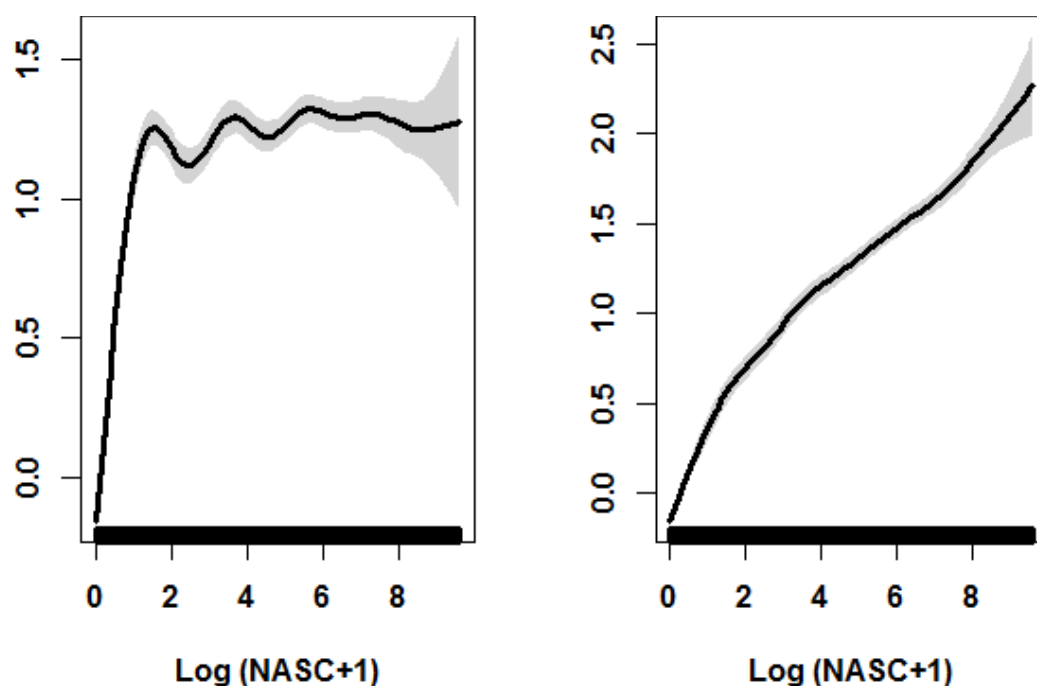


Figura 39. GAMs de la probabilidad de presencia (izquierda) y el Log (NASC+1) de la anchoveta (derecha) respecto al Log (NASC+1) de la múnida. Las líneas negras son las relaciones modeladas. Las bandas plomas son los intervalos de confianza al 95%. Las barras negras ubicadas en el eje x indican la posición de los datos.

CAPÍTULO V: DISCUSIÓN

PATRONES ESPACIO-TEMPORALES DE LA MÚNIDA Y LA ANCHOVETA EN EL MAR PERUANO

Este trabajo demostró que, en el MP, las poblaciones de múnida y anchoveta tienen una dinámica espacio-temporal similar. En efecto, seis de los siete índices poblacionales analizados tuvieron una correlación significativamente positiva. Esta relación había sido descrita únicamente para el centro de gravedad (CGx, CGy) y la inercia (I) en el periodo 1998-2006 (Gutiérrez *et al.*, 2008). En ese sentido, el presente es el primer estudio que investiga la dinámica espacio-temporal de la población peruana de múnida mediante el análisis de sus patrones de abundancia (sA), expansión/contracción (AO) y agregación (Ss y Clust). Respecto a los regímenes ENSO, se demostró que el evento El Niño extraordinario de 1997-1998 tuvo un efecto negativo en los índices poblacionales de anchoveta y múnida (agregaciones más densas, disminución de la abundancia, contracción del área de distribución dentro de la costa y desplazamiento hacia el sur). En efecto, cuando este evento finalizó ambas especies aumentaron dramáticamente su abundancia y expandieron su área de distribución fuera de la costa y hacia el norte. En cambio, los escenarios neutrales y los eventos La Niña constituyeron escenarios favorables para las poblaciones de ambas especies. Aunque esto ha sido descrito para la anchoveta (Bertrand *et al.*, 2004; Gutiérrez *et al.*, 2007; Swartzman *et al.*, 2008) es la primera vez que se documenta para *P. monodon* en el MP. Se ha sugerido que esta relación también se daría en el homólogo de la múnida en el EBUS de California, *Pleuroncodes planipes* (De Anda-Montañez *et al.*, 2016).

Las series de tiempo de la abundancia acústica total (sA) de ambas poblaciones estuvieron en fase y tuvieron una respuesta similar frente a los regímenes ENSO. Sin embargo, los patrones de expansión/contracción (AO) de ambas especies no estuvieron correlacionados

significativamente. El hecho de que las áreas de distribución de dos poblaciones no presenten ningún tipo de correlación aunque sus biomásas estén positivamente correlacionadas también fue observado en las poblaciones de *Engraulis engrasicolus* y *Sardina pilchardus* presentes en el estrecho de Sicilia (Barra *et al.*, 2015). La relación entre el sA y el AO fue diferente entre especies: mientras que en la anchoveta ambos índices estuvieron positivamente correlacionados, en el caso de la múnida no hubo ninguna relación. El AO de la múnida estuvo positivamente correlacionado con el wMAO de las ACF y negativamente con el wMAO de las AMCS mientras que el AO de la anchoveta estuvo asociada positivamente con el wMDC de las ACF y negativamente con el wMAO de las ASS. Estos resultados sugieren que la dinámica de las ACF tiene una influencia similar en los procesos de expansión/contracción del área de distribución de *P. monodon* y en la de *E. ringens*: cuando las ACF se expanden y se alejan de la costa, el área de distribución de ambas poblaciones se expande, lo cual concuerda con lo encontrado para la anchoveta en el periodo 1983-2005 (Swatzman *et al.*, 2008). En cambio, las AMCS parecen tener un efecto antagónico al que tienen las ACF sobre los patrones de distribución de *P. monodon*.

Las series de tiempo del índice Ss mostraron que ambas especies tienen un comportamiento de agregación similar. En efecto, en condiciones desfavorables (evento El Niño extraordinario de 1997-1998) las agregaciones de ambas poblaciones tendieron a ser más densas, mientras que en escenarios favorables (condiciones neutrales y eventos La Niña) se observó lo contrario. Asimismo, los patrones de las series del Ss fueron inversos a los de las series de biomasa acústica (sA) en ambas especies. Estos resultados coinciden con lo reportado para *E. ringens* en el periodo 1983-2003 (Gutiérrez *et al.*, 2007) y a lo encontrado para su homólogo en el EBUS de Benguela, *E. engrasicolus* (Barange *et al.*, 2005; 2009), aunque contradicen lo encontrado por Barra *et al.* (2015) en el estrecho de

Sicilia y en el norte del Mar Egeo, donde las agregaciones de *E. engrasicolus* y *S. pilchardus* aumentan su densidad cuando se incrementa su biomasa.

El nivel de conglomeración (proximidad de agregaciones con fuertes biomásas) de la anchoveta y la múnida aumentó junto con la escala espacial en todos los cruceros (Anexos 6 y 7). Estos resultados concuerdan con lo encontrado para la anchoveta en el periodo 1972-2006 (Gutiérrez *et al.*, 2007), aunque es la primera vez que se reporta para la múnida. Los patrones temporales del índice Clust de ambas especies mostraron un decaimiento desde el inicio de las series hasta 2013 en el caso de *P. monodon* y hasta 2006 en el caso de *E. ringens*, lo cual coincide con lo encontrado por Gutiérrez *et al.* (2007) en el mismo periodo. Probablemente, este decaimiento se deba a que el periodo en el cual se desarrolló el presente estudio (1998-2013) se encuentra dentro de un régimen decadal frío (Chávez *et al.*, 2003), en el cual las especies tienden a desagregarse, al menos en el MP (Gutiérrez *et al.*, 2007).

Los patrones de las series del CG y de la inercia (I) de la anchoveta y múnida estuvieron en fase. Asimismo, la relación entre estos tres índices fue similar en ambas especies: cuando éstas se alejan de la costa también se desplazan hacia el norte y tienden a dispersarse. Estos resultados son similares a lo reportado por Gutiérrez *et al.* (2008) en los años 1998-2006. Como complemento a dicho trabajo, se encontró que entre 2008 y 2013 las poblaciones de anchoveta y múnida se desplazaron hacia el noroeste, lo cual estuvo acompañado por un fuerte proceso de dispersión. El CGx de *E. ringens* se encontró positivamente correlacionado con el wmDC de las ACF, lo cual concuerda con lo encontrado por Swartzman *et al.* (2008) para esta especie entre 1983 y 2005. En el caso de *P. monodon*, el CGx se encontró positivamente correlacionado con el wMAO de las ASS, lo cual sugiere que estas masas de agua tendrían un efecto antagónico en la dinámica

poblacional de este crustáceo, de manera similar al efecto que tienen sobre *E. ringens* (Swartzman *et al.*, 2008).

El Índice Global de Colocación (IGC) fue mayor a 0.8 en todos los años, lo cual indica que la sobreposición espacial entre ambas poblaciones fue muy fuerte (Bez, 2007). Estos resultados coinciden con lo hallado por Gutiérrez *et al.* (2008) quien utilizó un índice de sobreposición de los UBM de presencia/ausencia de ambas especies en el periodo 1998-2006. El IGC aumentó en eventos La Niña y al finalizar el evento El Niño 1997-1998. Esto podría deberse a que cuando las condiciones son favorables para ambas poblaciones éstas expanden su área de distribución y se dispersan, lo cual aumenta la probabilidad de que la sobreposición se intensifique, como ocurre en el caso de *E. engrasicolus* y la sardina (*Sardinops sagax*) en el EBUS de Benguela (Barange *et al.*, 2005) y con *E. engrasicolus* y *Sardina pilchardus* en el norte del Mar Egeo (Barra *et al.*, 2015).

RELACIÓN DE LA MÚNIDA Y LA ANCHOVETA CON LAS MASAS DE AGUA SUPERFICIALES DEL MAR PERUANO

En este trabajo se demostró que la múnida sigue la Hipótesis del Hábitat (Bertrand *et al.*, 2004), ya que su dinámica poblacional está correlacionada con las fluctuaciones de su hábitat preferido: las ACF (Gutiérrez *et al.*, 2008; este estudio). En efecto, en periodos favorables (condiciones neutrales o incidencia de eventos La Niña), las ACF se expanden hacia el océano, mientras que las AMCS se contraen y las ASS se retiran del sistema. Debido a la extensión de su hábitat preferido, la población de múnida aumenta su área de distribución hacia el oeste y se dispersa. En periodos desfavorables (incidencia de eventos El Niño) las ACF se contraen dentro de la costa, las AMCS se expanden y las ASS ocupan una mayor área dentro del sistema y se acercan a la costa. En respuesta a la contracción de su hábitat preferido, la múnida reduce su área de distribución y se concentra dentro de

la costa. En este escenario, la preferencia de *P. monodon* por las ACF aumenta dramáticamente debido a que casi la totalidad de la población se refugia dentro de estas masas de agua, de manera similar a lo que hizo la anchoveta en el evento El Niño 1997-1998 (Bertrand *et al.*, 2004; Swartzman *et al.*, 2008).

En el MP, la Hipótesis del Hábitat se había demostrado para *E. ringens* (Bertrand *et al.*, 2004; Swartzman *et al.*, 2008) pero no para crustáceos como *P. monodon*. En el EBUS de California, se ha sugerido que la dinámica poblacional de *P. planipes* estaría en función a la dinámica de las aguas de surgencia (Robinson *et al.*, 2004). El índice de preferencia por las ACF (wmACF) tuvo valores más elevados para la múnida que para la anchoveta, lo cual demuestra que este crustáceo está más asociado a estas masas de agua que *E. ringens*.

Las ACF constituyen el hábitat preferido de la múnida y la anchoveta en el MP debido a que presentan las condiciones óptimas para asegurar el éxito reproductivo de sus poblaciones. En el caso de *E. ringens*, se ha demostrado que los periodos de desove están asociados a los afloramientos costeros (Buitrón y Perea, 2000). Respecto a *P. monodon*, Franco (2012) encontró que sus periodos de desove más intensos se dan desde inicios de invierno hasta finales de primavera, estaciones del año donde las ACF son más extensas debido a que los afloramientos costeros son más intensos (Echevin *et al.*, 2008). En el EBUS de California, esta asociación ha sido descrita para *Engraulis mordax* (Aceves-Medina *et al.*, 2009) y *P. planipes* (Gómez-Gutiérrez y Sánchez-Ortíz, 1997). En el MP, los máximos en el desove de *E. ringens* y *P. monodon* y en la intensidad de los afloramientos se dan simultáneamente con los máximos de retención larval y de concentración de alimento, coincidencia que no se da en ningún otro EBUS (Brochier *et al.*, 2011). Este hecho garantizaría una alta tasa de supervivencia y un buen desarrollo de las larvas y juveniles de ambas especies, lo cual aseguraría un reclutamiento exitoso (para anchoveta revisar Cahuin *et al.*, 2009; para múnida, Yannicelli *et al.*, 2012).

Otro motivo por el cual las ACF constituyen el hábitat ideal para ambas especies en el MP es la disponibilidad de alimento. En el caso de la anchoveta, se ha demostrado que esta preferencia se debe a que las presas que le proporcionan mayor energía, los eufáusidos y copépodos calanoida (Espinoza y Bertrand, 2008; 2014) además de ser muy abundantes en estas masas de agua (Ayón *et al.*, 2008; 2011; Ballón *et al.*, 2011) son muy accesibles debido a que se encuentran concentradas dentro de las estructuras internas de la oxiclina (Bertrand *et al.*, 2014; Grados *et al.*, 2016), la cual es muy somera en zonas donde predominan los afloramientos que dan origen a las ACF (Paulmier *et al.*, 2006; Fuenzalida *et al.*, 2009). En el caso de *P. monodon*, casi la totalidad de su población se ve forzada a vivir de manera permanente en la capa epipelágica (Bertrand *et al.*, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2008; obs. pers.), adaptando su fisiología y su ciclo de vida a las condiciones ambientales propias de este hábitat (Haye *et al.*, 2010). Tomando en cuenta estos motivos, las presas de la población peruana de múnida deberían provenir de la capa epipelágica. De ser así, la alta disponibilidad de alimento (junto con las altas tasas de supervivencia larval y reclutamiento) podría explicar por qué este crustáceo es mucho más abundante en el MP que en aguas chilenas a pesar de tener un menor rango de hábitat vertical (Gutiérrez *et al.*, 2008). Aunque no se han realizado estudios para estimar la composición dietaria de la múnida, se ha determinado que en el EBUS de California *P. planipes* se alimenta de protistas, zooplancton (principalmente eufáusidos, copépodos y quetognatos) y de diatomeas grandes, siendo la fracción de diatomeas más grande en la dieta en las zonas donde éstas son más abundantes: en las zonas donde los afloramientos son intensos (Longhurst *et al.*, 1967). Debido a que las ACF se caracterizan por tener una alta producción primaria en comparación a otras masas de agua (Morón y Sarmiento, 2001; Demarcq, 2009), la cual está representada principalmente por diatomeas grandes (Ochoa *et al.*, 2010), es probable que *P. monodon* tenga una composición dietaria similar a la de *P. planipes*. Asimismo, una investigación reciente ha demostrado mediante la utilización de

isótopos de nitrógeno y carbono que la múnida tiene un nivel trófico semejante al de la anchoveta en el MP (Espinoza, 2014), lo cual sugiere que la fuente principal de energía de este crustáceo provendría de presas cuyos niveles tróficos serían similares al de los ítems dietarios de *E. ringens*. Esto calza con la hipótesis propuesta por Gutiérrez *et al.* (2008) según la cual la múnida consumiría huevos y larvas de anchoveta y otras especies explotadas (y viceversa). Sin embargo, parece que el hipotético efecto negativo de esta predación ha sido paliado por la alta disponibilidad de alimento y espacio, particularmente abundante en los últimos años (Ayón *et al.*, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2008).

SÍNTESIS DE NICHOS A ESCALA LOCAL (~1 mn)

A escala local, las variables que más influyeron en la distribución (probabilidad de presencia y abundancia) de la múnida fueron la biomZPK , DBP y profOXI . Respecto a la anchoveta, las variables más influyentes fueron la DBP y profOXI . Los parámetros abióticos clásicos (TSM, SSM y OSM) tuvieron poca influencia en la distribución de ambas especies. La relación entre la distribución de ambas especies con la SSM, OSM y DBP fue similar, aunque la múnida se encontró más cerca al borde de la plataforma que la anchoveta. La relación con la TSM, profOXI y biomZPK fue diferente en cada especie: la múnida estuvo distribuida en las aguas más frías disponibles, con ausencia de macrozooplancton y donde la oxiclina se encontró a profundidades entre 25 y 40 m. La anchoveta se distribuyó en un amplio rango de temperaturas, donde la oxiclina fue lo más somera posible y la abundancia del macrozooplancton fue moderada. Las curvas funcionales obtenidas a partir de los GAMs entre el Log (NASC+1) de ambas especies y la TSM, SSM y OSM fueron similares a lo encontrado en Gutiérrez *et al.* (2008), aunque en dicho trabajo no se reporta ningún estadístico que cuantifique la influencia de estos parámetros en la abundancia de *P. monodon* y *E. ringens*.

Las relaciones entre la distribución de anchoveta y el macrozooplancton estimadas en este trabajo coinciden con los resultados de un experimento realizado en 2004 donde se determinó que, a submesoescala (cientos de metros), los cardúmenes más densos de anchoveta están asociados a parches de macrozooplancton de abundancia moderada (Gutiérrez *et al.*, 2005). La interrogante que surge a partir de estos resultados es por qué las abundancias más elevadas de ese recurso no se encuentran asociadas a las biomásas más elevadas de sus presas. Una explicación a esto sería que en las áreas donde la anchoveta está presente la cantidad de macrozooplancton es moderada respecto a las zonas donde ésta no se encuentra debido a que dichas áreas no se encuentran sometidas a una alta presión de predación (Ballón *et al.*, 2011). Otra explicación sería que las zonas donde los parches de macrozooplancton son más abundantes (fuera de la plataforma y al norte del MP) son inaccesibles para la anchoveta debido a condiciones ambientales adversas para esta especie, por ejemplo la oxiclina se encuentra más profunda fuera de la plataforma que dentro de ella (Bertrand *et al.*, 2010; este estudio). Asimismo, los componentes del zooplancton dominantes en estas zonas son pequeños en relación a los zoopláncteres que se encuentran dentro de la plataforma (Ayón *et al.*, 2008; Ballón *et al.*, 2011), lo cual obligaría a la anchoveta a cambiar su estrategia masticadora por una estrategia filtradora, generando un gasto de energía mayor a la energía proporcionada por estas presas (Espinoza y Bertrand, 2008).

Respecto a la relación con la $p_{prof}OXI$, se ha sugerido que la anchoveta prefiere habitar zonas donde la oxiclina sea lo más somera posible debido a que dentro de la plataforma sus presas se encuentran más concentradas mientras más somera sea la oxiclina (Bertrand *et al.*, 2011). Asimismo, estas zonas actuarían como refugios contra la predación tanto para la anchoveta como para la múnida ya que el poco oxígeno disponible impide a muchos de sus predadores ingresar a dichas zonas (e.g. Alegre *et al.*, 2014, 2015). En el caso de la

múnida, se sabe que esta especie se encuentra formando capas densas sobre la oxiclina (Bertrand *et al.*, 2008) y presenta (a diferencia de lo encontrado en este trabajo) una correlación positiva con la abundancia de macrozooplancton a submesoescala (Gutiérrez *et al.*, 2005). En ese sentido, el hecho de que *P. monodon* esté asociada a un rango particular de σ_{θ} OXI podría deberse a que esta especie buscaría estar distribuida en la base de las ondas internas de la oxiclina, donde el alimento se encuentra lo más concentrado posible.

Al comparar las relaciones estimadas en este trabajo para la DBP con lo obtenido por Gutiérrez *et al.* (2008) para la distancia a la costa (*P. monodon* tiene una distribución más costera que *E. ringens*) se puede inferir que la múnida busca estar distribuida principalmente en zonas donde la plataforma continental sea estrecha (como en el sur del MP), mientras que la anchoveta prefiere habitar en el dominio costero de zonas donde la plataforma sea más ancha (como en el centro del MP). Esto concuerda con lo encontrado a escala poblacional en este trabajo y en Gutiérrez *et al.*, (2008), donde se observa que el centro de masas de *P. monodon* se encuentra más al sur que el de *E. ringens*. El por qué ambas especies se encuentran distribuidas principalmente dentro de la plataforma podría deberse (entre otros motivos) al hecho de que las ondas internas (i.e. áreas con alimento altamente concentrado y de fácil acceso) son más frecuentes en esta zona que en el resto del MP (Grados *et al.*, 2016).

Finalmente, al buscar interacciones entre ambas especies a escala local se encontró que la relación entre las abundancias de *P. monodon* y *E. ringens* fue significativamente positiva. Este resultado también fue observado (en este trabajo) a escala poblacional y con un grano temporal anual al comparar la abundancia acústica total (sA) de ambas especies. Sin embargo, este es un patrón que no se mantiene en escalas de observación más pequeñas a 1 mn. En efecto, se ha demostrado que a submesoescala esta correlación

solamente se da en horas de la noche, cuando ambas especies migran hacia la zona más superficial de la columna de agua junto con el macrozooplancton (Gutiérrez *et al.*, 2005; Bertrand *et al.*, 2008). La abundancia de la múnida tuvo una influencia despreciable sobre la distribución de la anchoveta, lo cual refuerza la idea de que la alta disponibilidad de alimento y espacio minimiza los efectos negativos de la competencia entre ambas especies (si es que ésta existe).

Los resultados discutidos en este subcapítulo incitan a que se incluya información sobre la profundidad de la oxiclina, biomasa del macrozooplancton y distancia al borde de la plataforma en los modelos que busquen predecir (al menos en el MP) la probabilidad de presencia y la abundancia de *P. monodon* y *E. ringens*.

CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

CONCLUSIONES

- Los patrones de abundancia, agregación, conglomeración y ubicación espacial de las poblaciones de múnida y anchoveta fueron similares.
- El evento El Niño extraordinario de 1997-1998 y los eventos La Niña constituyen respectivamente escenarios desfavorables y favorables para ambas poblaciones.
- La sobreposición entre ambas poblaciones fue muy fuerte en todo el periodo estudiado.
- Se demostró que la múnida sigue la Hipótesis del Hábitat ya que su dinámica poblacional está en función a las fluctuaciones de las ACF.
- La múnida tuvo una dependencia más fuerte por las ACF que la anchoveta.
- Las AMCS tuvieron un efecto antagónico al de las ACF sobre la dinámica poblacional de la múnida.
- A escala local, las variables que más influyeron en la distribución (probabilidad de presencia y abundancia) de la múnida fueron la $_{biom}ZPK$, DBP y $_{prof}OXI$. Respecto a la anchoveta, las variables más influyentes fueron la DBP y $_{prof}OXI$.
- A escala local, los parámetros abióticos clásicos (TSM, SSM y OSM) tuvieron poca influencia en la distribución de ambas especies.
- A escala local, la abundancia de la múnida tuvo una influencia despreciable en la distribución de la anchoveta.

RECOMENDACIONES

- Implementar los índices usados en este trabajo como indicadores de monitoreo de las especies prospectadas durante los cruceros de evaluación de recursos pelágicos de rutina que realiza IMARPE (actualmente sólo se reporta el centro de gravedad de la anchoveta).
- Realizar investigaciones que amplíen el conocimiento sobre otros aspectos de *P. monodon*, por ejemplo la determinación de los componentes de su dieta o la dilucidación de su ciclo de vida en el MP.
- Incluir información sobre la profundidad de la oxiclina, biomasa del macrozooplancton y distancia al borde de la plataforma en los modelos que busquen predecir la probabilidad de presencia y la abundancia de *P. monodon* y *E. ringens*.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aceves-Medina, G., Palomares-García, R., Gómez-Gutiérrez, J., Robinson, C. J., & Saldierna-Martínez, R. J. (2009). Multivariate characterization of spawning and larval environments of small pelagic fishes in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, fbp056.
- Acuña, E., González, M. T., & González, M. (2003). Pesquerías de langostinos y camarón nailon en el norte de Chile. *Actividad pesquera y de acuicultura en Chile. Esc. Ciencias del Mar, PUCV*, 263-287.
- Ahyong, S. T., Baba, K., Macpherson, E., & Poore, G. C. (2010). A new classification of the Galatheoidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Zootaxa*, 2676(1), 57-68.
- Alegre, A., Menard, F., Tafur, R., Espinoza, P., Argüelles, J., Maehara, V., ... & Bertrand, A. (2014). Comprehensive model of jumbo squid *Dosidicus gigas* trophic ecology in the northern Humboldt Current System. *PloS one*, 9(1), e85919.
- Alegre, A., Bertrand, A., Espino, M., Espinoza, P., Dioses, T., Ñiquen, M., ... & Ménard, F. (2015). Diet diversity of jack and chub mackerels and ecosystem changes in the northern Humboldt Current system: A long-term study. *Progress in Oceanography*, 137, 299-313.
- Antezana, T. (2009). Species-specific patterns of diel migration into the Oxygen Minimum Zone by euphausiids in the Humboldt Current Ecosystem. *Progress in Oceanography*, 83(1), 228-236.
- Ayón, P., Swartzman, G., Bertrand, A., Gutiérrez, M., & Bertrand, S. (2008). Zooplankton and forage fish species off Peru: large-scale bottom-up forcing and local-scale depletion. *Progress in Oceanography*, 79(2), 208-214.

- Ayón, P., Swartzman, G., Espinoza, P., & Bertrand, A. (2011). Long term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: Conditions favouring sardine or anchovy. *Mar Ecol Prog Ser*, 422, 211-222.
- Bakun, A. (1996). *Patterns in the ocean*. California Sea Grant, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Mexico.
- Bakun, A., & Weeks, S. J. (2008). The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold?. *Progress in Oceanography*, 79(2), 290-299.
- Ballón, M. (2010). Acoustic study of macrozooplankton off Peru: biomass estimation, spatial patterns, impact of physical forcing and effect on forage fish distribution. *PhD tesis, Universidad de Montpellier, Francia*.
- Ballón, M., Bertrand, A., Lebourges-Dhaussy, A., Gutiérrez, M., Ayón, P., Grados, D., & Gerlotto, F. (2011). Is there enough zooplankton to feed forage fish populations off Peru? An acoustic (positive) answer. *Progress in Oceanography*, 91(4), 360-381.
- Barange, M., Coetzee, J. C., & Twatwa, N. M. (2005). Strategies of space occupation by anchovy and sardine in the southern Benguela: the role of stock size and intra-species competition. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 62(4), 645-654.
- Barange, M., Coetzee, J., Takasuka, A., Hill, K., Gutierrez, M., Oozeki, Y., ... & Agostini, V. (2009). Habitat expansion and contraction in anchovy and sardine populations. *Progress in Oceanography*, 83(1), 251-260.
- Barbieri, M. A., Canales, C., Leiva, B., Bahamonde, R., Peñailillo, T., Pool, H., & Vicencio, C. (2000). Evaluación directa de langostino colorado de la I a IV Regiones, 1999. *Informe Final, Proyecto FIP*, 99-30.

Barra, M., Petitgas, P., Bonanno, A., Somarakis, S., Woillez, M., Machias, A., Mazzola, S., Basilone, G., Giannoulaki, M. (2015). Interannual Changes in Biomass Affect the Spatial Aggregations of Anchovy and Sardine as Evidenced by Geostatistical and Spatial Indicators. *PLoS ONE*, 10(8): e0135808.

Bertrand, A., Segura, M., Gutiérrez, M., & Vásquez, L. (2004). From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish and fisheries*, 5(4), 296-316.

Bertrand, A., Gerlotto, F., Bertrand, S., Gutiérrez, M., Alza, L., Chipollini, A., & Peraltilla, S. (2008). Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. *Progress in Oceanography*, 79(2), 264-277.

Bertrand, A., Ballon, M., & Chaigneau, A. (2010). Acoustic observation of living organisms reveals the upper limit of the oxygen minimum zone. *PLoS One*, 5(4), e10330.

Bertrand, A., Chaigneau, A., Peraltilla, S., Ledesma, J., Graco, M., Monetti, F., & Chavez, F. P. (2011). Oxygen: a fundamental property regulating pelagic ecosystem structure in the coastal southeastern tropical Pacific. *PloS one*, 6(12), e29558.

Bertrand, A., Grados, D., Colas, F., Bertrand, S., Capet, X., Chaigneau, A., & Fablet, R. (2014). Broad impacts of fine-scale dynamics on seascape structure from zooplankton to seabirds. *Nature communications*, 5.

Bertrand, S., Burgos, J. M., Gerlotto, F., & Atiquipa, J. (2005). Lévy trajectories of Peruvian purse-seiners as an indicator of the spatial distribution of anchovy (*Engraulis ringens*). *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 62(3), 477-482.

- Bertrand, S. (2006). Analyse comparee des dynamiques spatiales des poissons et des pecheurs: mouvements et distributions dans la pecherie d'anchois (*Engraulis ringens*) du Perou. Disertación doctoral.
- Bez, N. (2007). Transitive geostatistics and statistics per individual: a relevant framework for assessing resources with diffuse limits. *Journal de la société française de statistique*, 148(1), 53-75.
- Brochier, T., Lett, C., & Fréon, P. (2011). Investigating the 'northern Humboldt paradox' from model comparisons of small pelagic fish reproductive strategies in eastern boundary upwelling ecosystems. *Fish and Fisheries*, 12(1), 94-109.
- Buitrón, B., & Perea, Á. (2000). Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante el periodo 1992-2000. *Bol. Inst. Mar Perú*, 19(1-2): 45-53.
- Cahuin, S. M., Cubillos, L. A., Ñiquen, M., & Escribano, R. (2009). Climatic regimes and the recruitment rate of anchoveta, *Engraulis ringens*, off Peru. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(4), 591-597.
- Callahan, H. S., Pigliucci, M., & Schlichting, C. D. (1997). Developmental phenotypic plasticity: where ecology and evolution meet molecular biology. *Bioessays*, 19(6), 519-525.
- Carr, M. E., & Kearns, E. J. (2003). Production regimes in four Eastern Boundary Current systems. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50(22), 3199-3221.
- Carrit, D. E., & Carpenter, J. H. (1966). Comparison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler Method of determining dissolved oxygen in Sea water. *A. Nasco. Report. J. Mar*, 24(3), 286-318.

- Castillo, P. R., Peraltila, S., Aliaga, A., Flores, M., Ballón, M., Calderón, J., & Gutiérrez, M. (2009). *Protocolo técnico para la evaluación acústica de las áreas de distribución y abundancia de recursos pelágicos en el mar peruano. Versión 2009*. Instituto del Mar del Perú.
- Chavez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E., & Ñiquen, M. (2003). From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299(5604), 217-221.
- Chavez, F. P., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., Soler, P., & Csirke, J. (2008). The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*, 79(2), 95-105.
- Cleveland, W. S., Grosse, E., & Shyu, W. M. (1992). Local regression models. *Statistical models in S*, 2, 309-376.
- Criales-Hernández, M. I., Schwamborn, R., Graco, M., Ayón, P., Hirche, H. J., & Wolff, M. (2007). Zooplankton vertical distribution and migration off Central Peru in relation to the oxygen minimum layer. *Helgoland Marine Research*, 62(1), 85.
- Cushman-Roisin, B., & Beckers, J. M. (2011). *Introduction to geophysical fluid dynamics: physical and numerical aspects* (Vol. 101). Academic Press.
- De Anda-Montañez, J. A., Martínez-Aguilar, S., Balart, E. F., Zenteno-Savín, T., Méndez-Rodríguez, L., Amador-Silva, E., & Figueroa-Rodríguez, M. (2016). Spatio-temporal distribution and abundance patterns of red crab *Pleuroncodes planipes* related to ocean temperature from the Pacific coast of the Baja California Peninsula. *Fisheries Science*, 82(1), 1-15.
- Del Solar, E. (1942). Ensayo sobre la ecología de la anchoveta. *Bol. Cía Adm. Guano*, 18(1), 1-23.

- Demarcq, H. (2009). Trends in primary production, sea surface temperature and wind in upwelling systems (1998–2007). *Progress in Oceanography*, 83(1), 376-385.
- Diggle, P. J., and P. J. Ribeiro (2007), *Model-Based Geostatistics*, pp. 232, Springer, New York.
- Echevin, V., Aumont, O., Ledesma, J., & Flores, G. (2008). The seasonal cycle of surface chlorophyll in the Peruvian upwelling system: A modelling study. *Progress in Oceanography*, 79(2), 167-176.
- Elliott, W., Paredes, F., 1996. Estructura especiológica del subsistema costero, Prospección 9512-9601. Informe del Instituto del Mar del Perú 121, 14–26.
- ENFEN (2012). Definición operacional de los eventos El Niño y La Niña y sus magnitudes en la costa del Perú. Nota técnica.
- Escribano, R., Hidalgo, P., & Krautz, C. (2009). Zooplankton associated with the oxygen minimum zone system in the northern upwelling region of Chile during March 2000. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16), 1083-1094.
- Espinoza, P., & Bertrand, A. (2008). Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Progress in Oceanography*, 79(2), 215-227.
- Espinoza, P. (2014). Trophic dynamics in the northern Humboldt Current system: insights from stable isotopes and stomach content analyses. Disertación doctoral.
- Espinoza, P., & Bertrand, A. (2014). Ontogenetic and spatiotemporal variability in anchoveta *Engraulis ringens* diet off Peru. *Journal of fish biology*, 84(2), 422-435.

- Faraj, A., & Bez, N. (2007). Spatial considerations for the Dakhla stock of *Octopus vulgaris*: indicators, patterns, and fisheries interactions. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 64(9), 1820-1828.
- Foote, K. G. (1983). Linearity of fisheries acoustics, with addition theorems. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 73(6), 1932-1940.
- Franco, M. (2003). Aspectos biológico-pesqueros del Camaroncito Rojo *Pleuroncodes monodon* (M Edwards, 1837) en el litoral peruano. Tesis de pregrado UNAC.
- Franco, M. (2012). Breeding behavior and sex ratio variation of *Pleuroncodes monodon* (Crustacea: Galatheidae) off the Peruvian coast. *Ciencias Marinas*, 38(2), 441-457.
- Fréon, P., Cury, P., Shannon, L., & Roy, C. (2005). Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review. *Bulletin of Marine Science*, 76(2), 385-462.
- Fréon, P., Bouchon, M., Mullon, C., García, C., & Ñiquen, M. (2008). Interdecadal variability of anchoveta abundance and overcapacity of the fishery in Peru. *Progress in Oceanography*, 79(2), 401-412.
- Fuenzalida, R., Schneider, W., Garcés-Vargas, J., Bravo, L., & Lange, C. (2009). Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16), 992-1003.
- Gatrell, A. C., Bailey, T. C., Diggle, Peter J., & Rowlingson, B. S. (1996). Spatial Point Pattern Analysis and Its Application in Geographical Epidemiology. *Transactions of the Institute of British Geographers*, 21: 256-274.

- Gerlotto, F., Bertrand, S., Bez, N., & Gutierrez, M. (2006). Waves of agitation inside anchovy schools observed with multibeam sonar: a way to transmit information in response to predation. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 63(8), 1405-1417.
- Gomez-Gutierrez, J., & Sanchez-Ortiz, C. A. (1997). Larval drift and population structure of the pelagic phase of *Pleuroncodes planipes* (Stimpson) (Crustacea: Galatheidae) off the southwest coast of Baja California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 61(2), 305-325.
- Guillén, O. (1983). Condiciones oceanográficas y sus fluctuaciones en el Pacífico Sur Oriental. *Actas de la consulta de expertos para examinar cambios en la abundancia y composición por especies de recursos de peces neríticos, San José, Costa Rica*, 607-658.
- Grados, D., Bertrand, A., Colas, F., Echevin, V., Chaigneau, A., Gutiérrez, D., ... & Fablet, R. (2016). Spatial and seasonal patterns of fine-scale to mesoscale upper ocean dynamics in an Eastern Boundary Current System. *Progress in Oceanography*, 142, 105-116.
- Gutierrez, M., Gerlotto, F., Vasquez, L., & Chipollini, A. (2005). Anchovy and munida spatio-temporal dynamic and interactions of diel cycles of aggregation. *ICES CM*, 22.
- Gutiérrez, M., Swartzman, G., Bertrand, A., & Bertrand, S. (2007). Anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) spatial dynamics and aggregation patterns in the Humboldt Current ecosystem, Peru, from 1983–2003. *Fisheries Oceanography*, 16(2), 155-168.
- Gutiérrez, M., Ramirez, A., Bertrand, S., Mórón, O., & Bertrand, A. (2008). Ecological niches and areas of overlap of the squat lobster 'munida' (*Pleuroncodes monodon*) and anchoveta (*Engraulis ringens*) off Peru. *Progress in Oceanography*, 79(2), 256-263.
- Hastie, T. J., & Tibshirani, R. J. (1990). *Generalized additive models* (Vol. 43). CRC Press.

- Haury, L. R., McGowan, J. A., & Wiebe, P. H. (1978). Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In *Spatial pattern in plankton communities* (pp. 277-327). Springer US.
- Haury, L. R., & McGowan, J. A. (1998). Time-space scales in marine biogeography. In *Intergov Oceanogr Comm Workshop Rep* (Vol. 142, pp. 163-170).
- Haye, P. A., Salinas, P., Acuña, E., & Poulin, E. (2010). Heterochronic phenotypic plasticity with lack of genetic differentiation in the southeastern Pacific squat lobster *Pleuroncodes monodon*. *Evolution & development*, 12(6), 628-634.
- Helly, J. J., & Levin, L. A. (2004). Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(9), 1159-1168.
- Hernández, P., & Wehrtmann, I. S. (2014). Breeding cycle of the red squat lobster *Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837 (Decapoda, Muninidae) from deepwater Pacific of Costa Rica. *Marine Ecology*, 35(2), 204-211.
- Hollander, J. (2008). Testing the grain-size model for the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 62: 1381–1389.
- Instituto del Mar del Perú (2011). Informe ejecutivo del crucero de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos 1102-04. Documento interno.
- Korneliussen, R. J., & Ona, E. (2003). Synthetic echograms generated from the relative frequency response. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 60(3), 636-640.
- Legendre, P., & Legendre, L. F. (2012). *Numerical ecology* (Vol. 24). Elsevier.

Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73(6), 1943-1967.

Link, J. (2002). What does ecosystem-based fisheries management mean. *Fisheries*, 27(4), 18-21.

Longhurst, A. R., Lorenzen, C. J., & Thomas, W. H. (1967). The Role of Pelagic Crabs in the Grazing of Phytoplankton Off Baja California. *Ecology*, 190-200.

MacIennan, D. N., Fernandes, P. G., & Dalen, J. (2002). A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 59(2), 365-369.

May, R. M., & McLean, A. R. (2007). Theoretical Ecology Principles and Applications.

Morón, O., & Sarmiento, M. (2001). Aspectos oceanográficos de El Niño 1997-98 y su relación con los recursos pelágicos. *El Niño en América Latina: Impactos Biológicos y Sociales. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Lima*, 5, 27.

Murase, H., Nagashima, H., Yonezaki, S., Matsukura, R., & Kitakado, T. (2009). Application of a generalized additive model (GAM) to reveal relationships between environmental factors and distributions of pelagic fish and krill: a case study in Sendai Bay, Japan. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 66(6), 1417-1424.

Myers, R. & Cadigan, N. (1995). Was an increase in natural mortality responsible for the collapse of northern cod? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 1274-1285.

- Ochoa, N., Taylor, M. H., Purca, S., & Ramos, E. (2010). Intra-and interannual variability of nearshore phytoplankton biovolume and community changes in the northern Humboldt Current system. *Journal of plankton research*, 32(6), 843-855.
- Olivieri, R. A., & Chavez, F. P. (2000). A model of plankton dynamics for the coastal upwelling system of Monterey Bay, California. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(5), 1077-1106.
- Parrish, J. K., & Hamner, W. M. (1997). *Animal groups in three dimensions: how species aggregate*. Cambridge University Press.
- Passuni, G. (2009). Distribución de la anchoveta (*Engraulis ringens*, Jenyns 1842) en relación a parámetros biogeoquímicos. Tesis de pregrado UNMSM.
- Paulmier, A., Ruiz-Pino, D., Garçon, V., & Farias, L. (2006). Maintaining of the eastern south Pacific oxygen minimum zone (OMZ) off Chile. *Geophysical Research Letters*, 33(20).
- Paulmier, A., Ruiz-Pino, D., & Garçon, V. (2008). The oxygen minimum zone (OMZ) off Chile as intense source of CO₂ and N₂O. *Continental Shelf Research*, 28(20), 2746-2756.
- Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A., & Citron-Pousty, S. (2002). Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*, 25(5), 578-600.
- Petitgas, P. (1998). Biomass-dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 55(3), 443-453.
- Petitgas, P. (2001). Geostatistics in fisheries survey design and stock assessment: models, variances and applications. *Fish and Fisheries*, 2(3), 231-249.

Pikitch, E., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D. O., ... & Houde, E. D. (2004). Ecosystem-based fishery management. *Science*, 305(5682), 346-347.

Rivoirard, J., Simmonds, J., Foote, K. G., Fernandes, P., & Bez, N. (2008). *Geostatistics for estimating fish abundance*. John Wiley & Sons.

Roa, R., Quiñones, R., Gallardo, V. A., Ernst, B., Payá, I., Campodónico, I., & Alegría, V. (1997). Distribución espacial de la estructura poblacional del langostino colorado *Pleuroncodes monodon* en la zona del cañón del Bio-Bío. Informe Final Proyecto FONDECYT, 1950090.

Roa, R., & Tapia, F. (1998). Spatial differences in growth and sexual maturity between branches of a large population of the squat lobster *Pleuroncodes monodon*. *Marine Ecology Progress Series*, 167, 185-196.

Quiroz, Z. (2015). Estudio de la distribución de aves marinas en relación con sus presas y la profundidad del límite superior de la zona de mínimo oxígeno en el sistema de la Corriente de Humboldt utilizando análisis de procesos puntuales y modelos lineales generalizados. Tesis de pregrado UNI.

Robinson, C. J., Anislado, V., & Lopez, A. (2004). The pelagic red crab (*Pleuroncodes planipes*) related to active upwelling sites in the California Current off the west coast of Baja California. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6), 753-766.

Sánchez, S. (2000). Variación estacional e interanual de la biomasa fitoplanctónica y concentraciones de clorofila a, frente a la costa peruana durante 1976-2000. Bol. Inst. Mar Perú, 19, 29-43.

Simmonds, J., & MacLennan, D. N. (2008). *Fisheries acoustics: theory and practice*. John Wiley & Sons.

- Shumway, R. H., & Stoffer, D. S. (2011). *Time series analysis and its applications with R examples*. Springer Science & Business Media.
- Stanton, T. K., Chu, D., & Wiebe, P. H. (1996). Acoustic scattering characteristics of several zooplankton groups. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 53(2), 289-295.
- Stanton, T. K., & Chu, D. (2000). Review and recommendations for the modelling of acoustic scattering by fluid-like elongated zooplankton: euphausiids and copepods. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57(4), 793-807.
- Swain, D. P., & Sinclair, A. F. (1994). Fish distribution and catchability: what is the appropriate measure of distribution?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(5), 1046-1054.
- Swartzman, G., Bertrand, A., Gutiérrez, M., Bertrand, S., & Vasquez, L. (2008). The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983 to 2005. *Progress in Oceanography*, 79(2), 228-237.
- Thiel, M., Macaya, E. C., Acuña, E., Arntz, W. E., Bastias, H., Brokordt, K., ... & DUMONT, C. P. (2007). The Humboldt Current System of northern and central Chile: oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and marine biology*, 45, 195-344.
- Tomczak, M., & Godfrey, J. S. (2013). *Regional oceanography: an introduction*. Elsevier.
- Venables, W. N., & Dichmont, C. M. (2004). GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries research*, 70(2), 319-337.
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2013). *Modern applied statistics with S-PLUS*. Springer Science & Business Media.

Wyrski, K. (1967). Circulation and Water Masses in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Int. J. Oceanol. & Limnol.* Vol, 1(2), 117-147.

Yannicelli, B., Castro, L., Parada, C., Schneider, W., Colas, F., & Donoso, D. (2012). Distribution of *Pleuroncodes monodon* larvae over the continental shelf of south-central Chile: field and modeling evidence for partial local retention and transport. *Progress in Oceanography*, 92, 206-227.

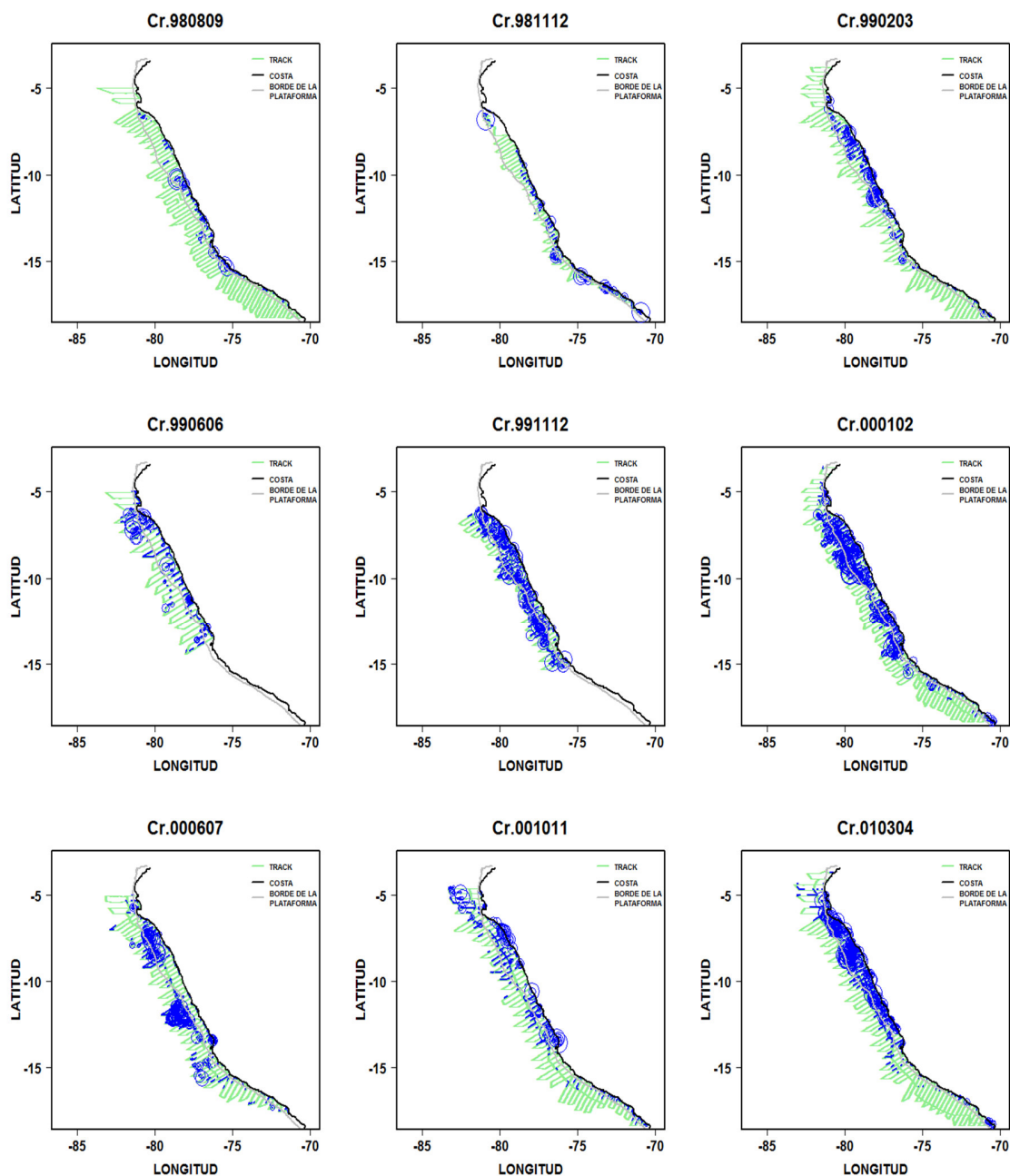
Yannicelli, B., & Castro, L. (2013). Ecophysiological constraints on the larvae of *Pleuroncodes monodon* and the implications for its reproductive strategy in poorly oxygenated waters of the Chile-Peru undercurrent. *Journal of plankton research*, fbs090.

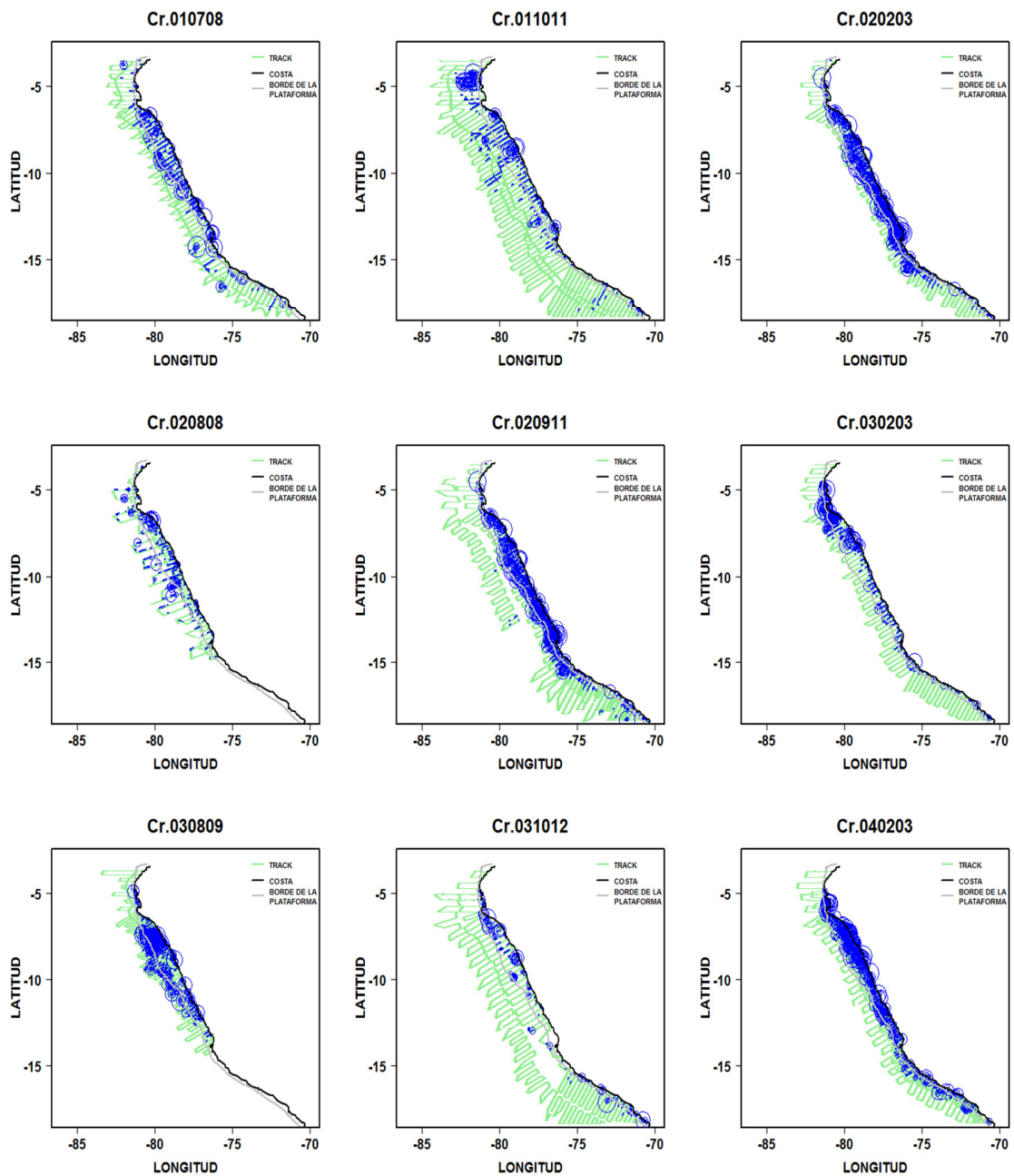
Zuta, S., & Guillén, O. (1970). Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Boletín IMARPE, 2(5), 157-324.

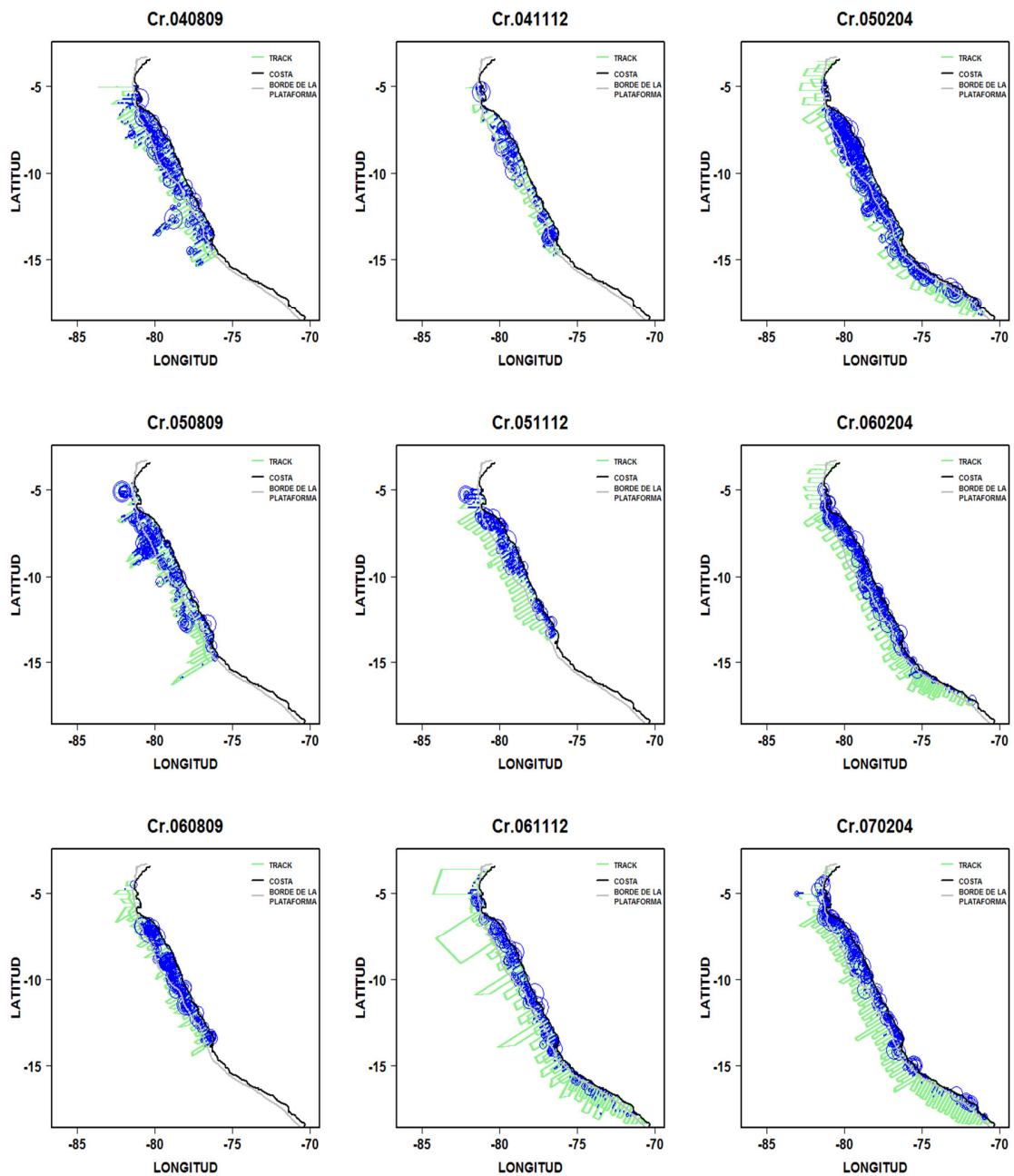
Zuur, A., Ieno, E. N., & Smith, G. M. (2007). *Analysing ecological data*. Springer Science & Business Media.

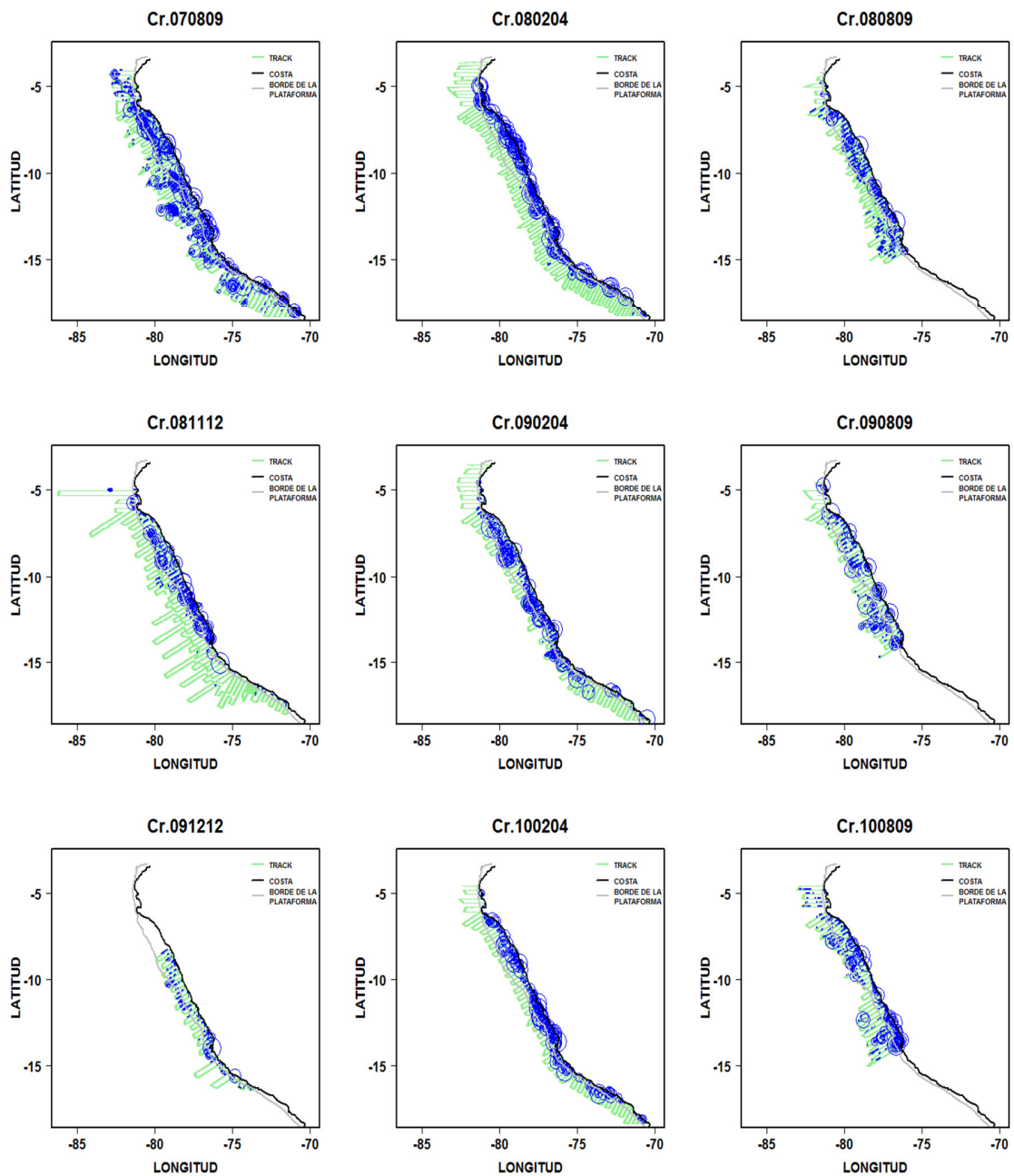
ANEXO 1 : DISTRIBUCIÓN DE LOS NASC POR UBM DE LA ANCHOVETA EN CADA CRUCERO

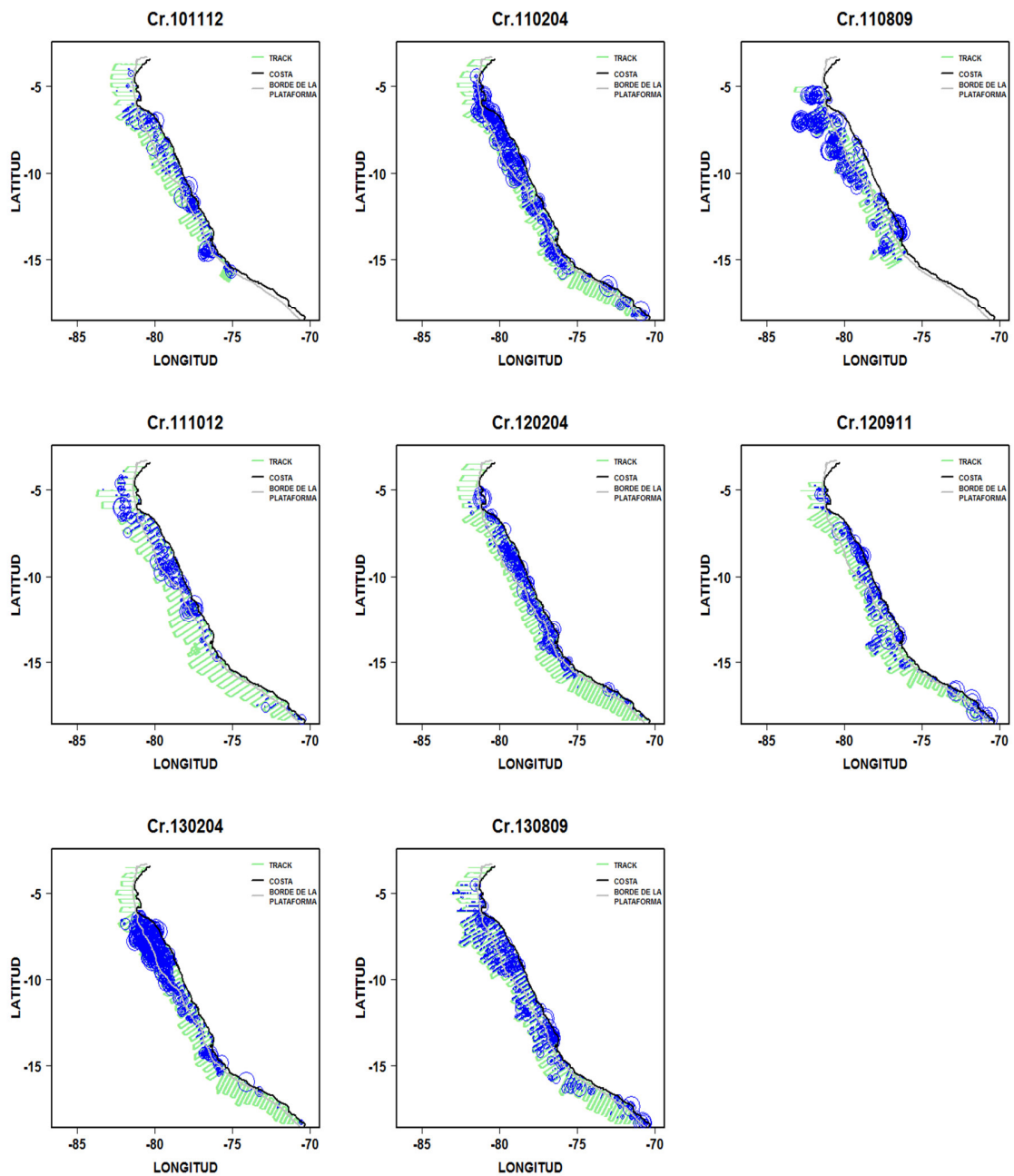
(CADA CÍRCULO ES PROPORCIONAL AL NASC DE SU RESPECTIVO UBM)





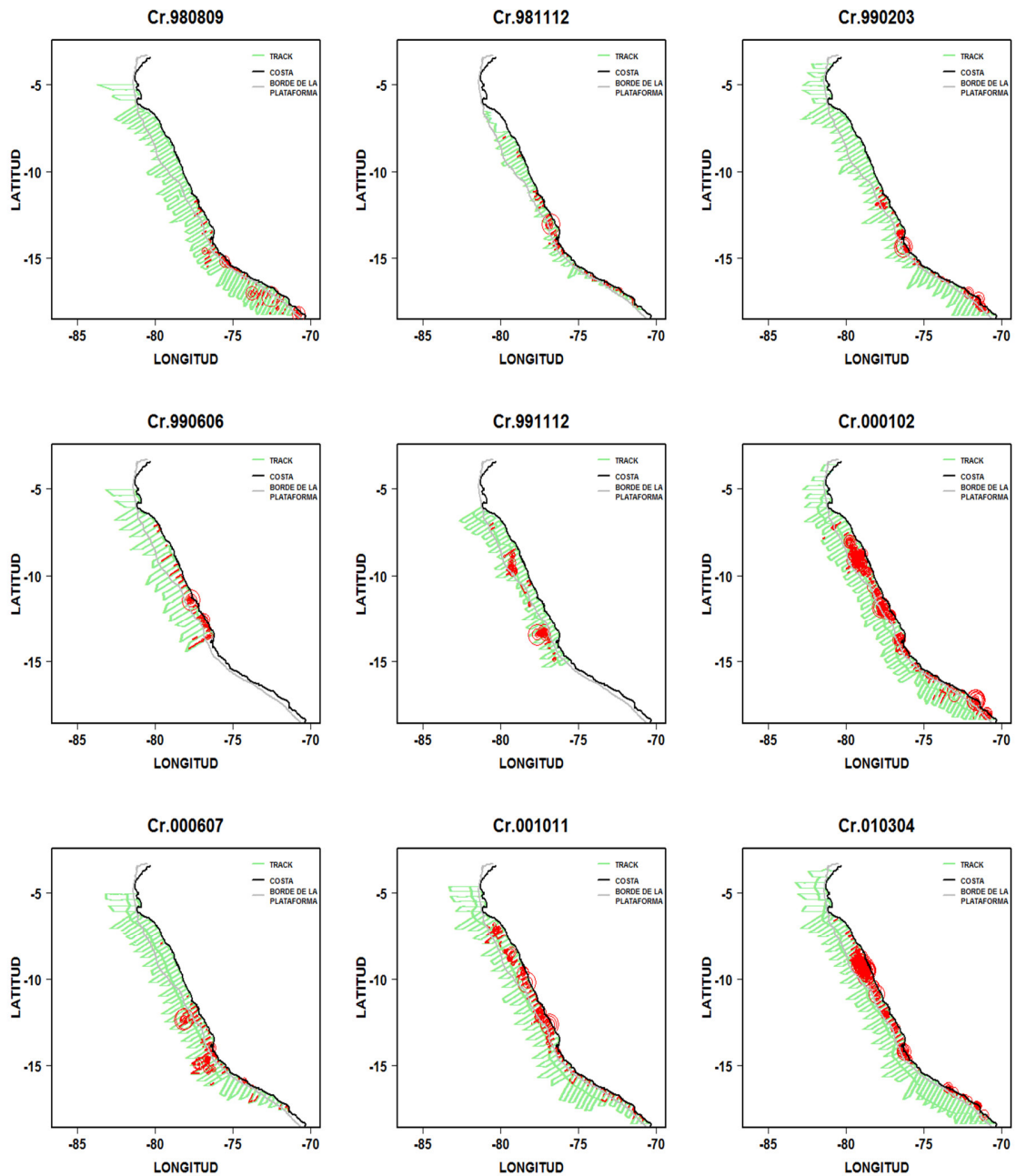


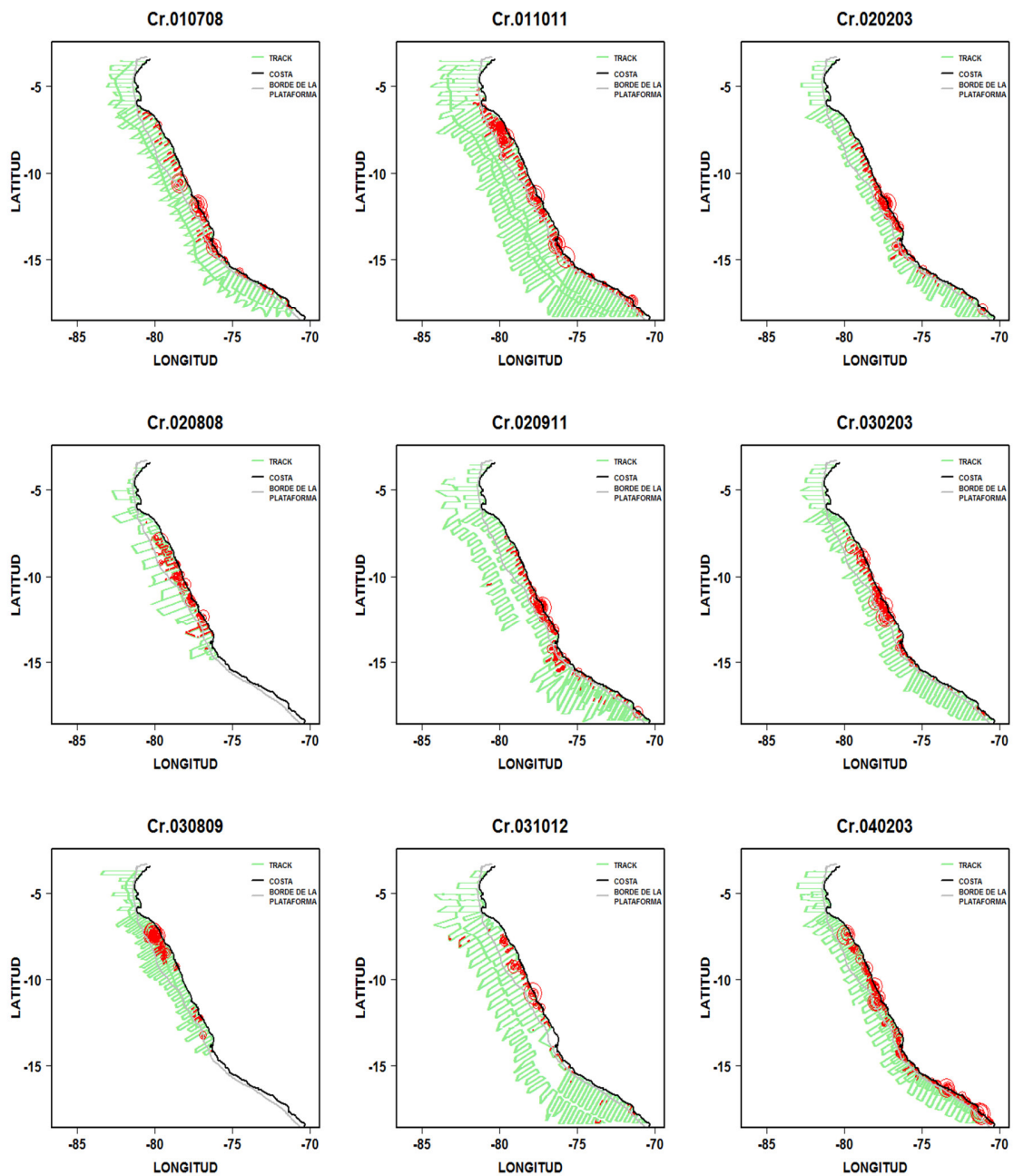


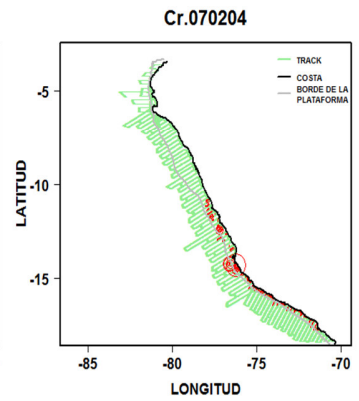
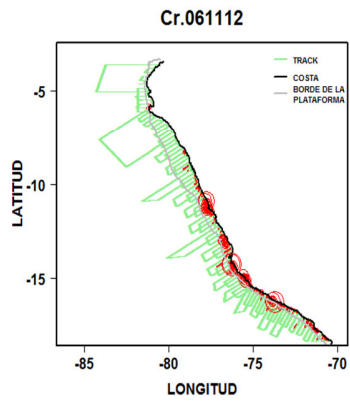
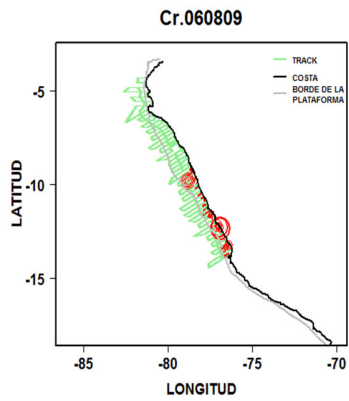
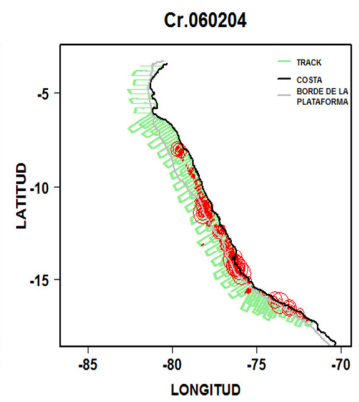
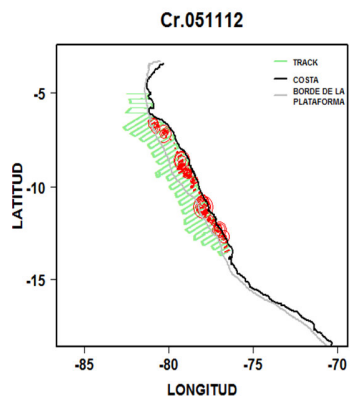
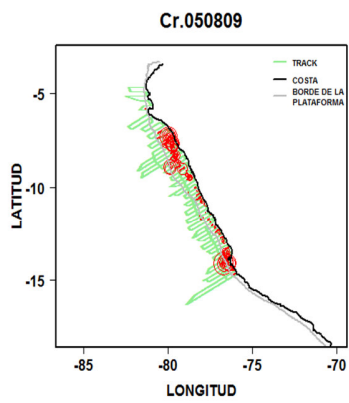
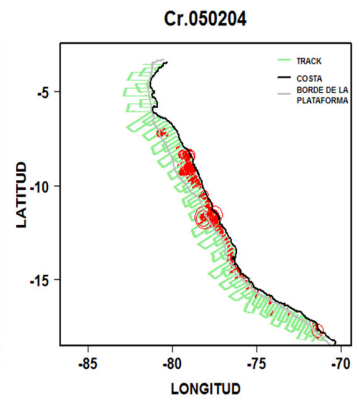
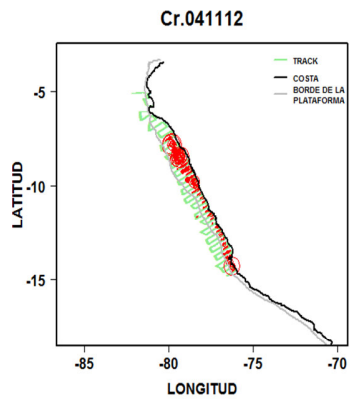
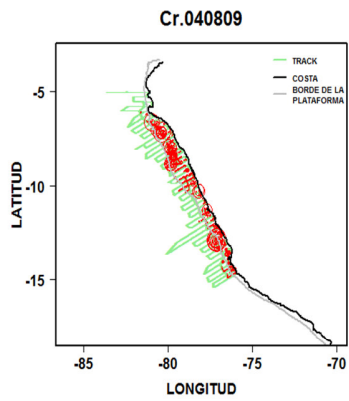


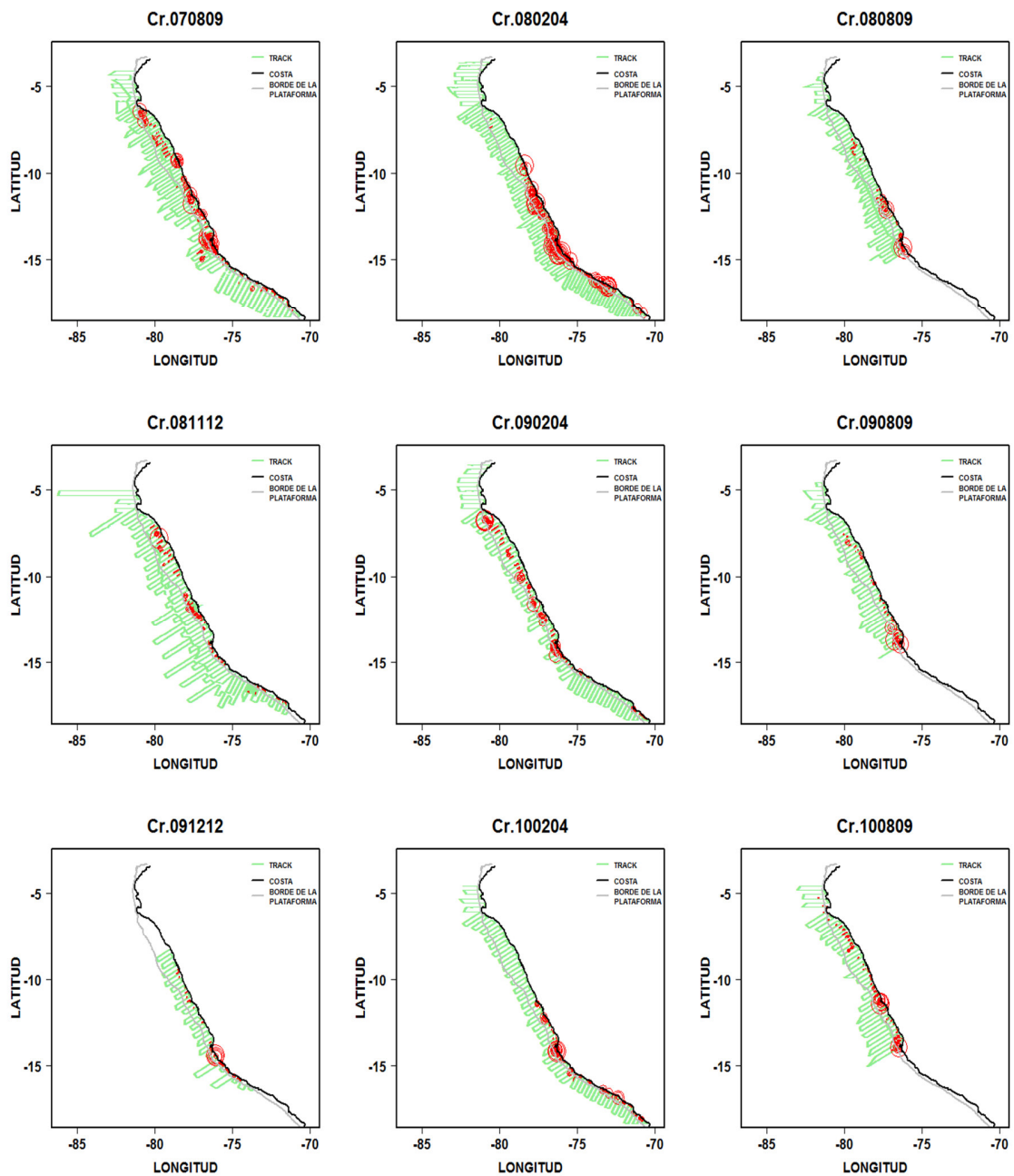
ANEXO 2 : DISTRIBUCIÓN DE LOS NASC POR UBM DE LA MÚNIDA EN CADA CRUCERO

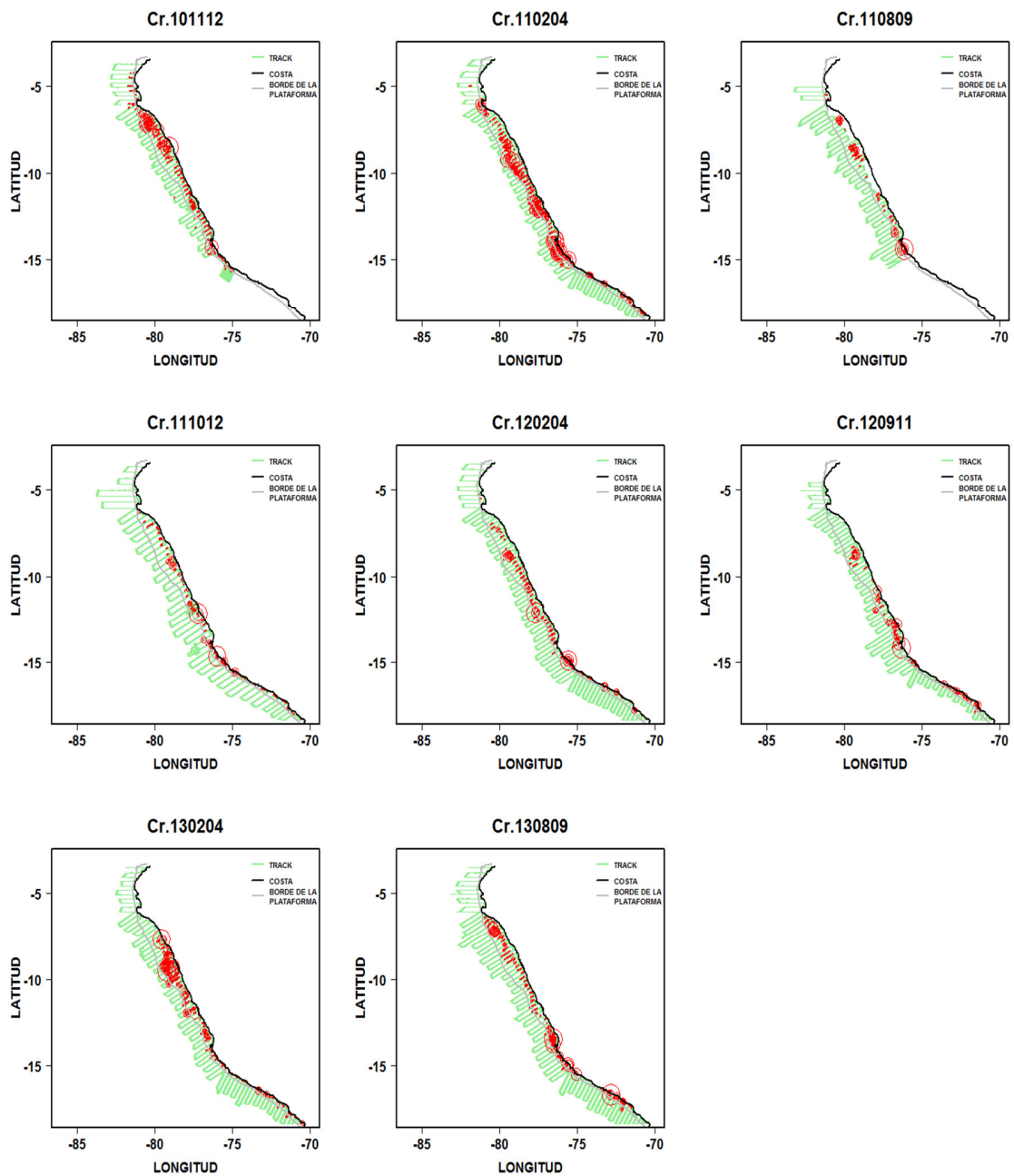
(CADA CÍRCULO ES PROPORCIONAL AL NASC DE SU RESPECTIVO UBM)



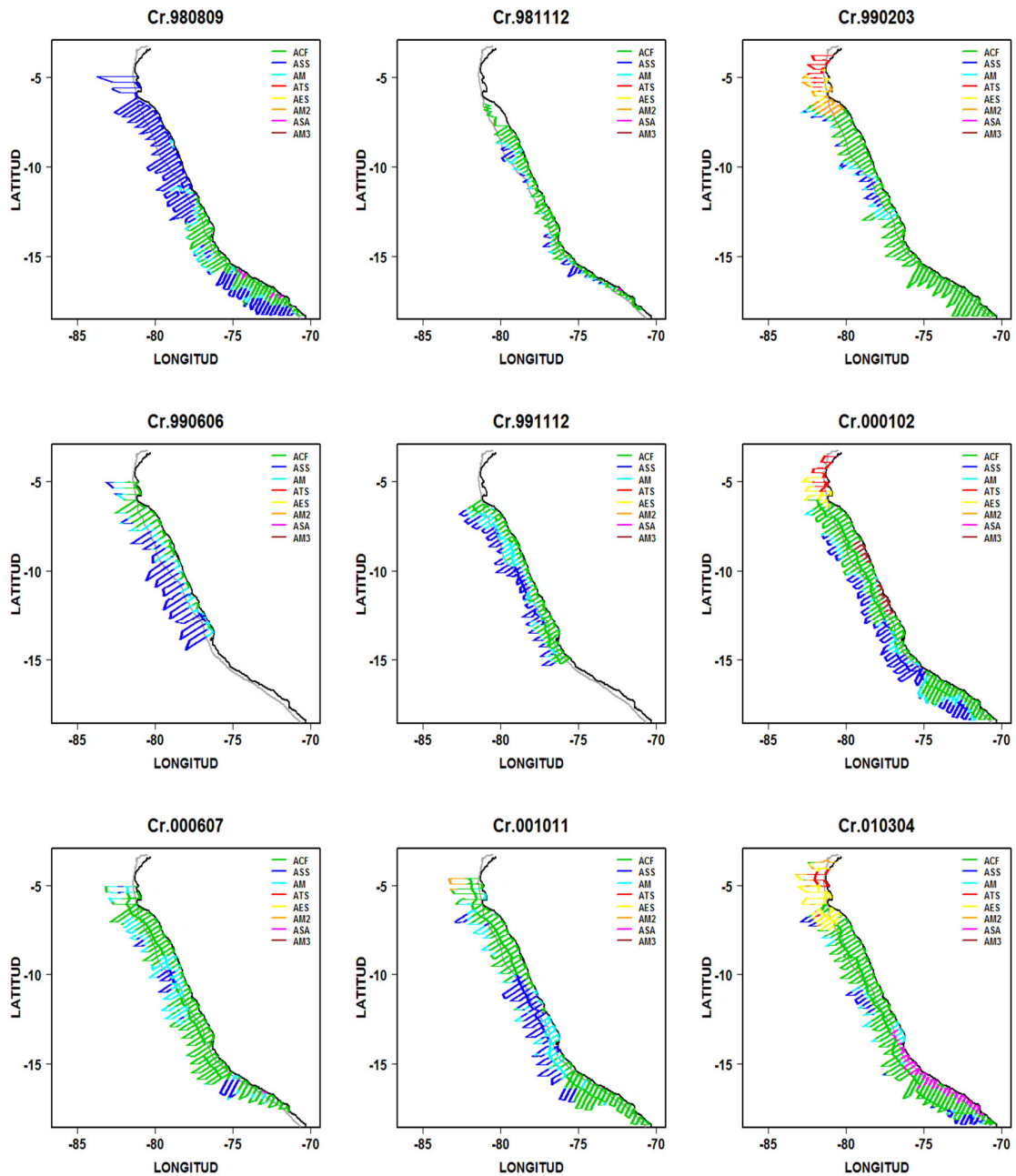


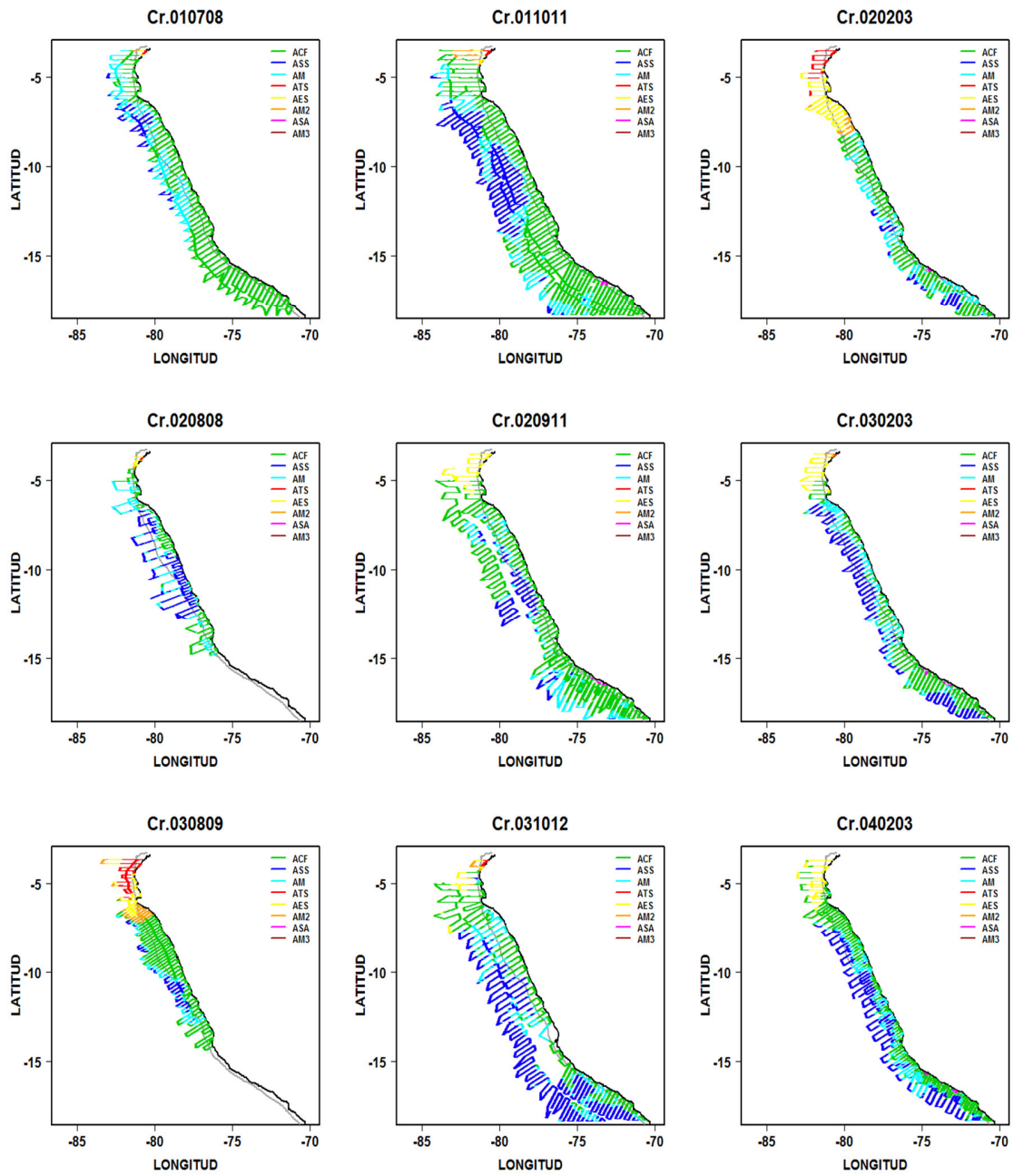


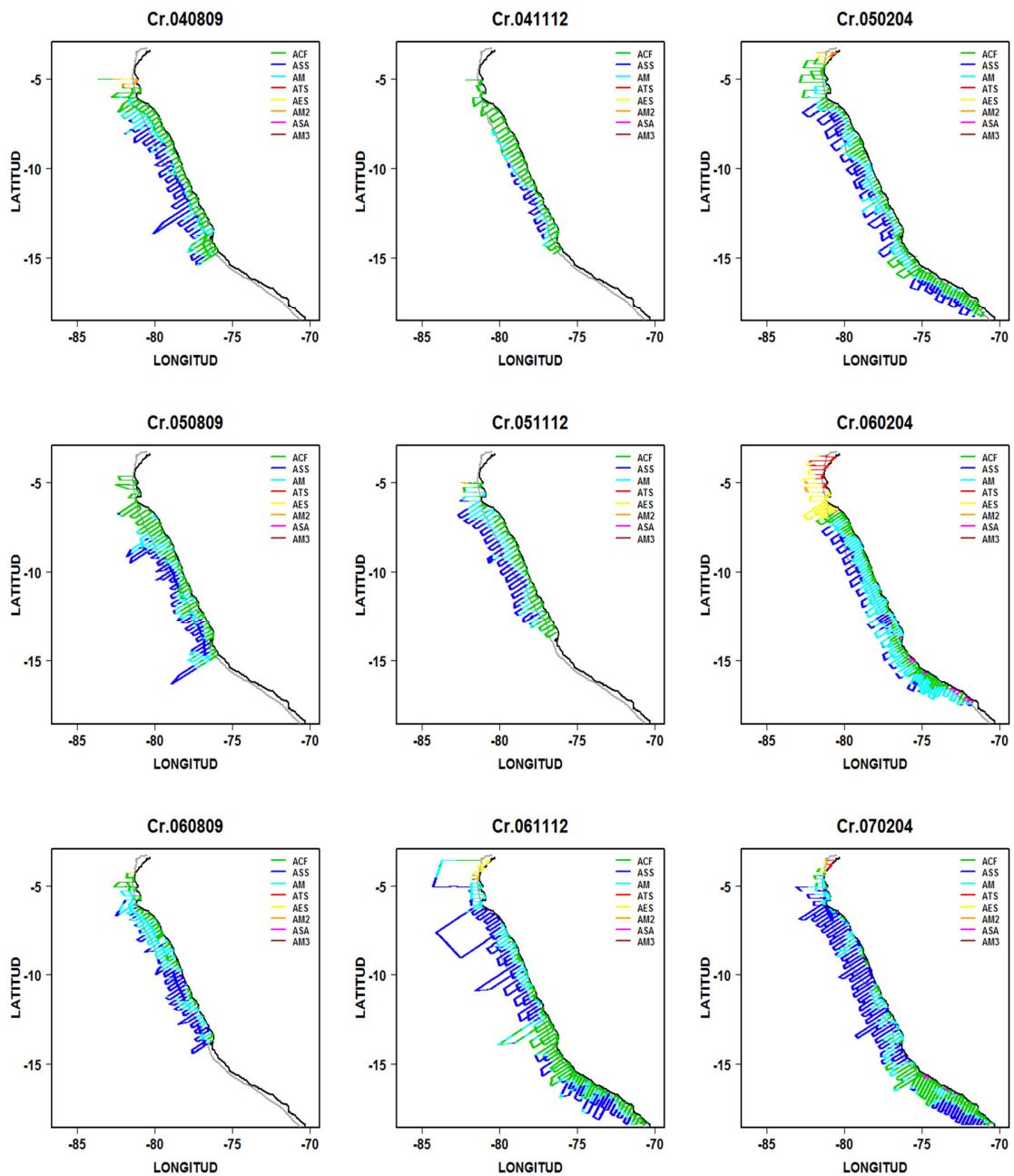


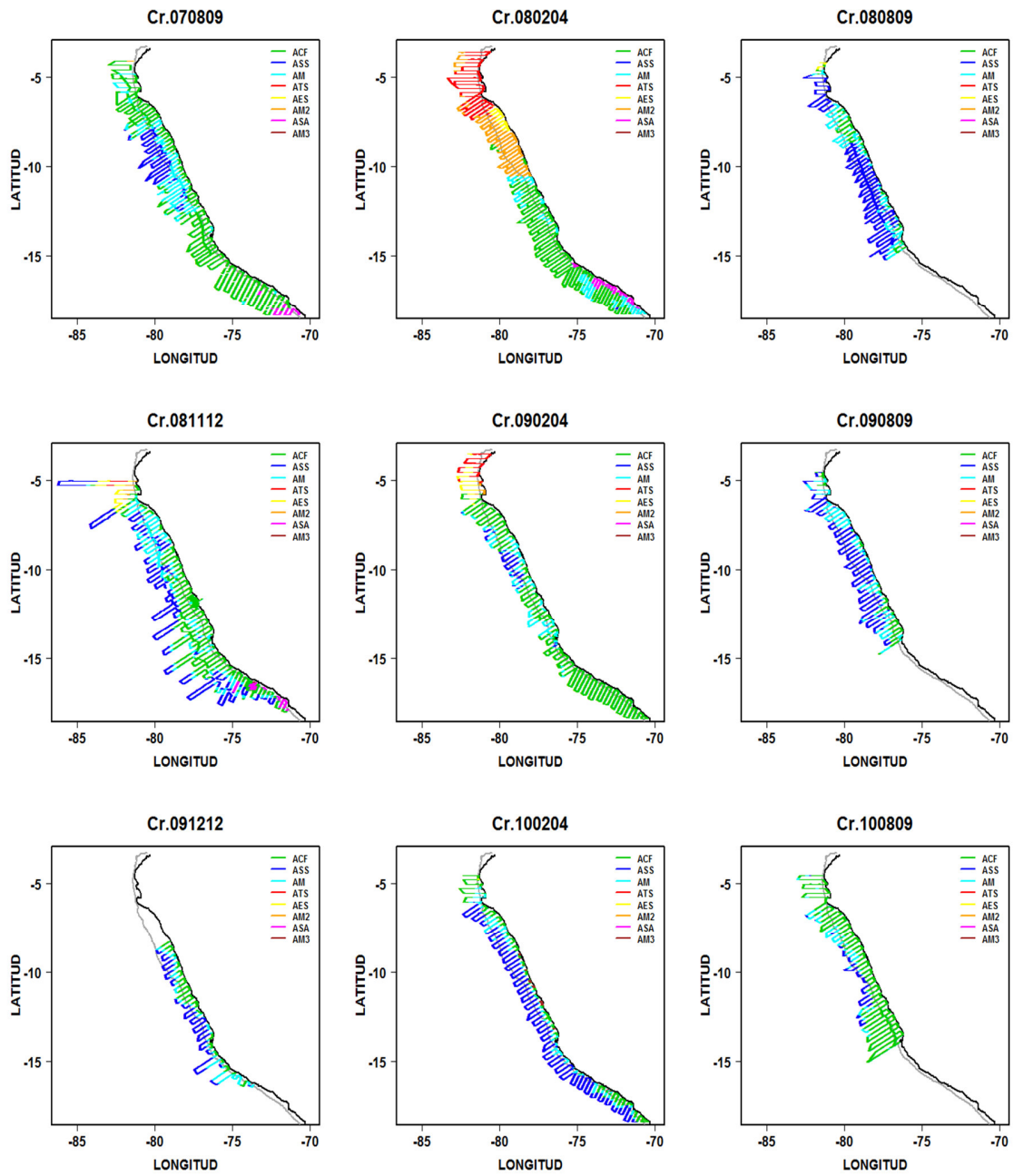


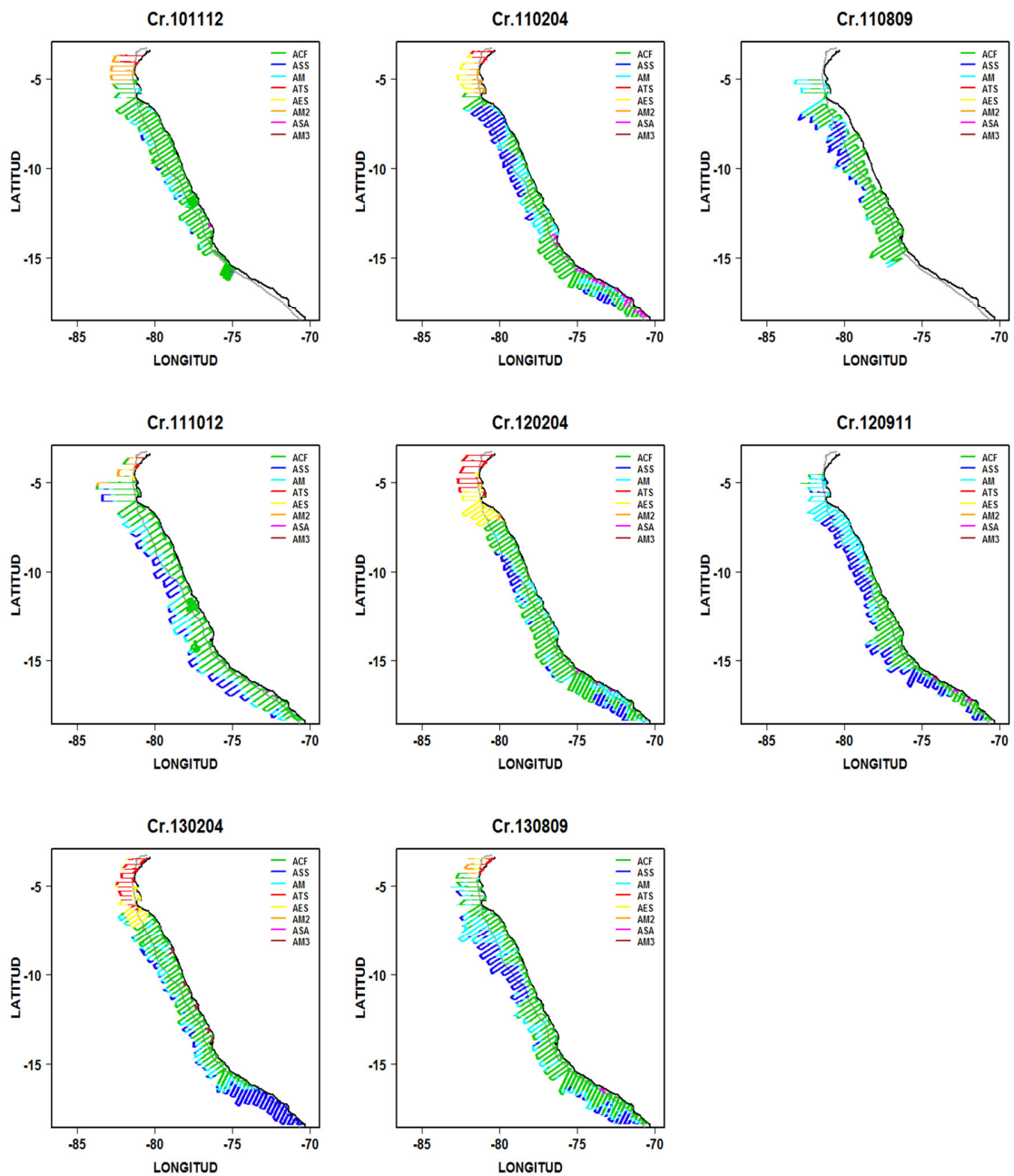
ANEXO 3 : DISTRIBUCIÓN DE LAS MASAS DE AGUA POR UBM EN CADA CRUCERO



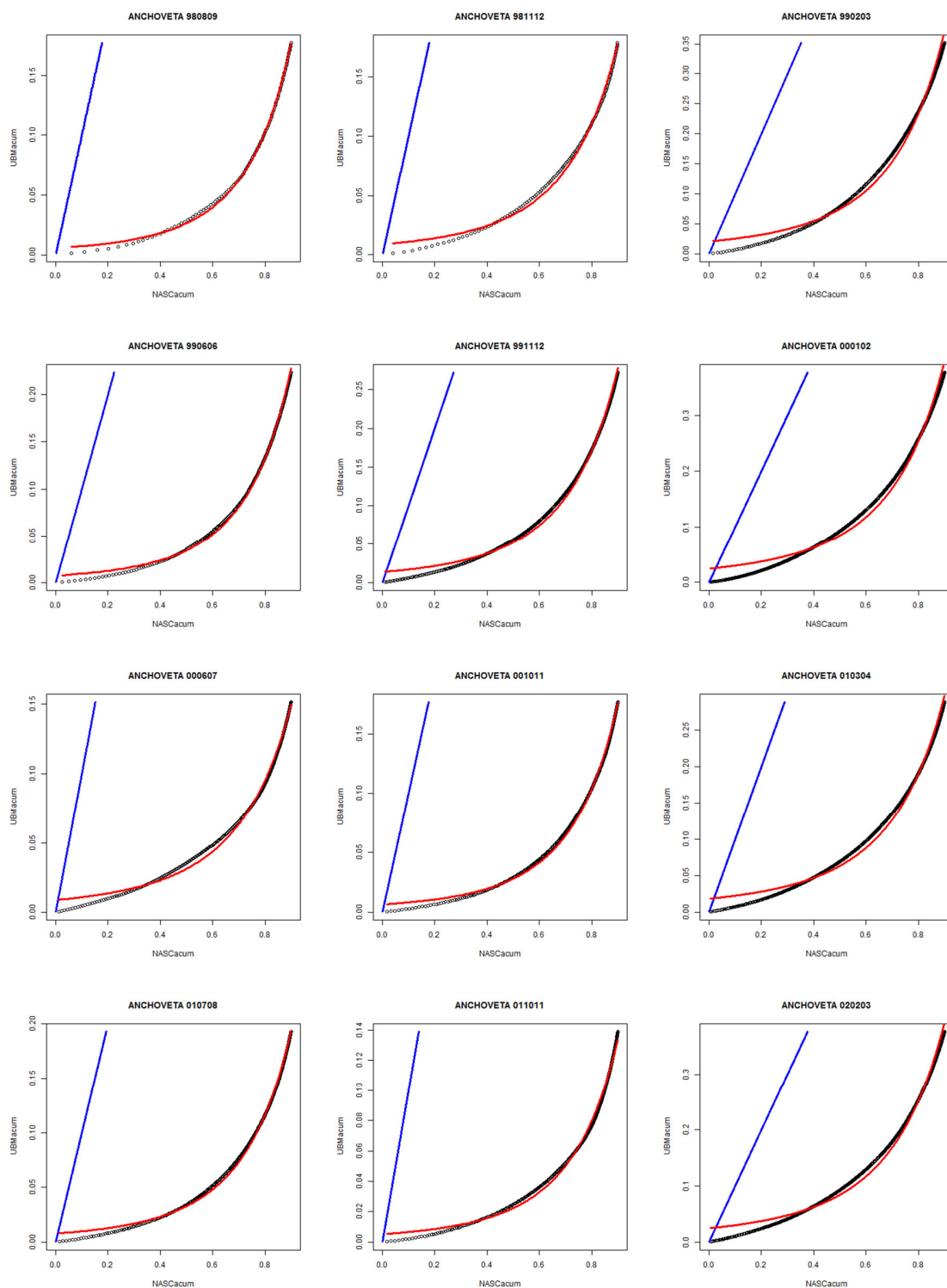


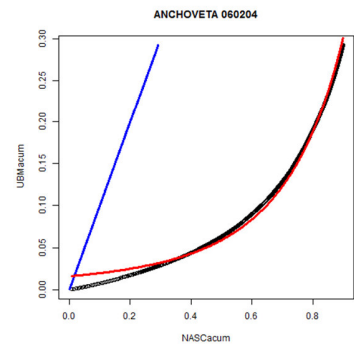
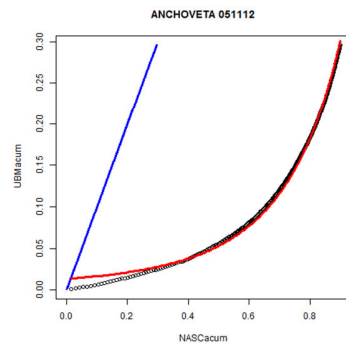
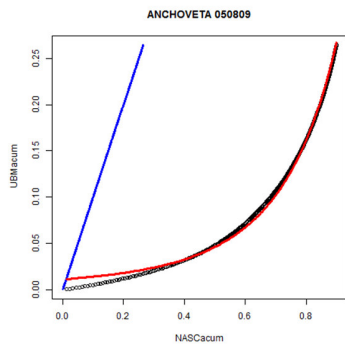
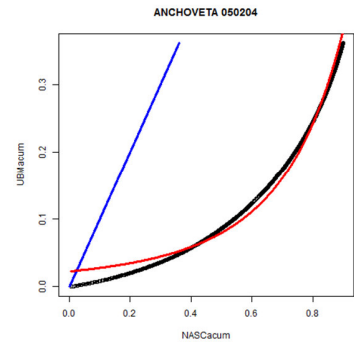
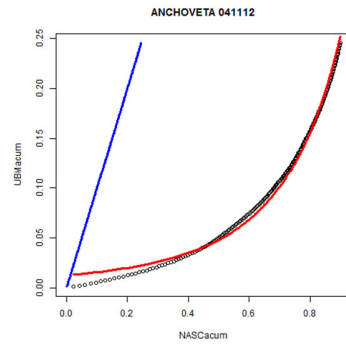
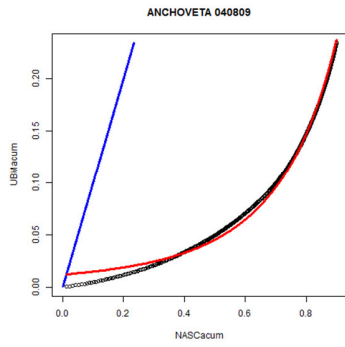
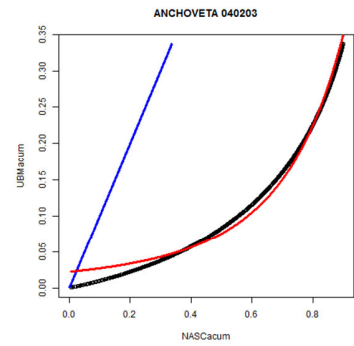
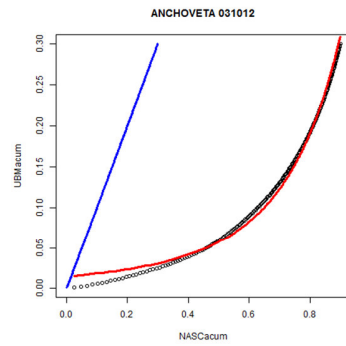
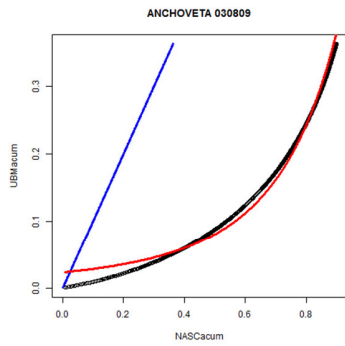
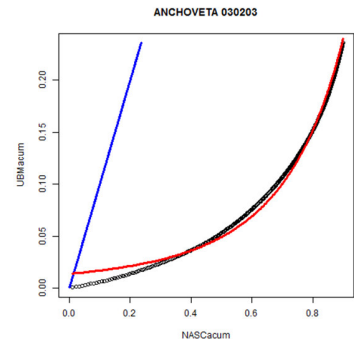
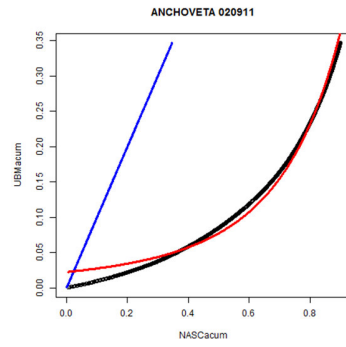
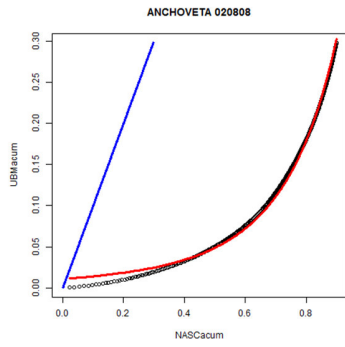


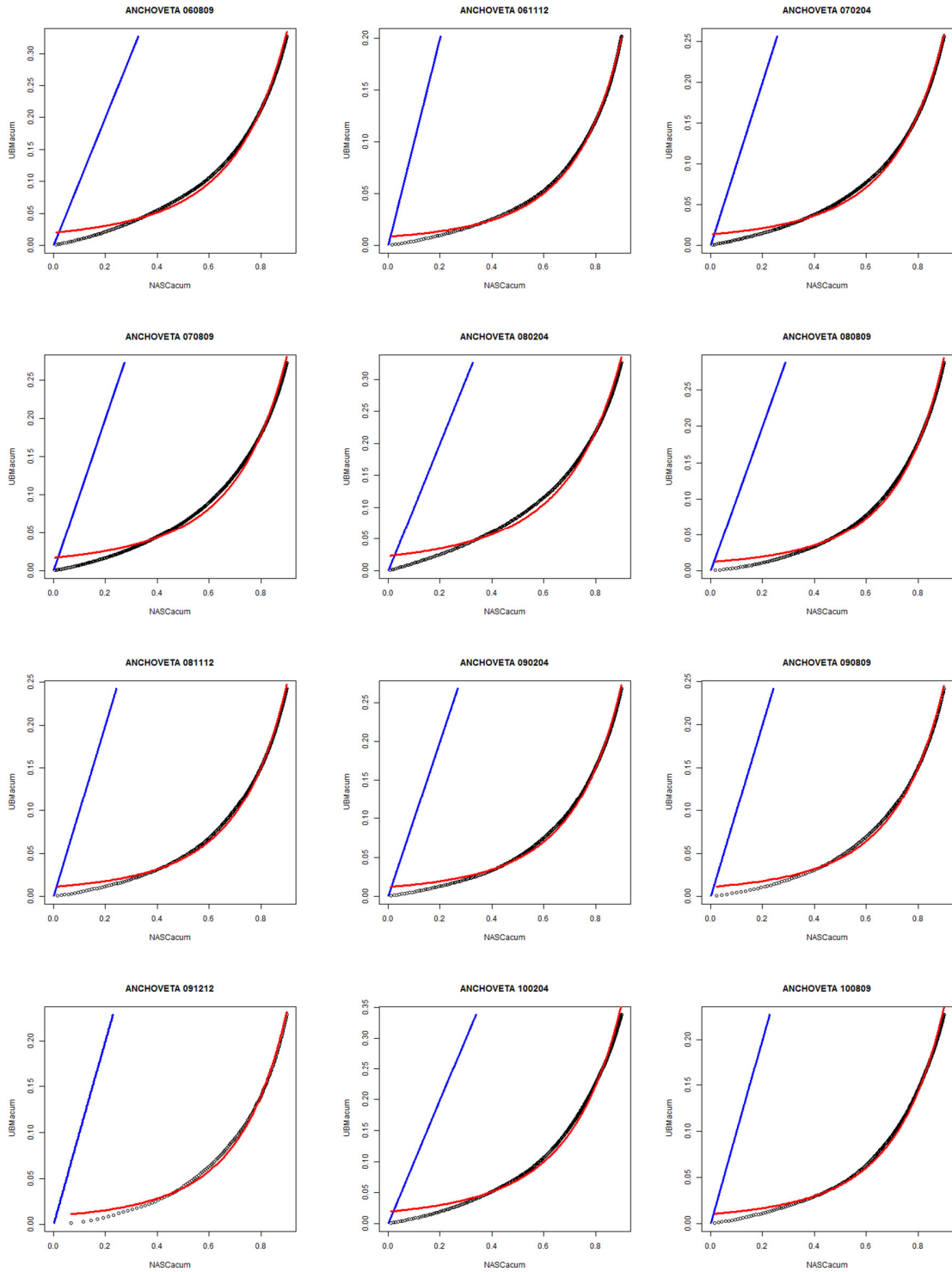


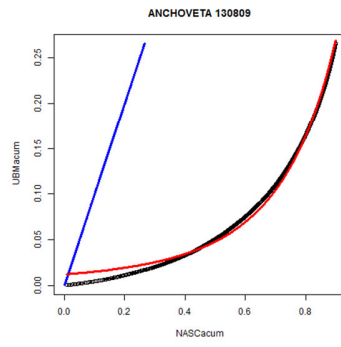
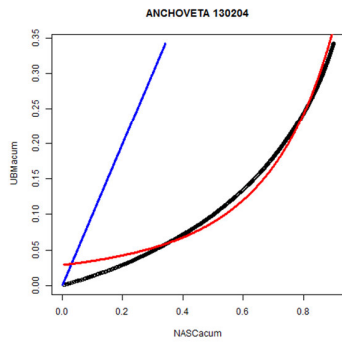
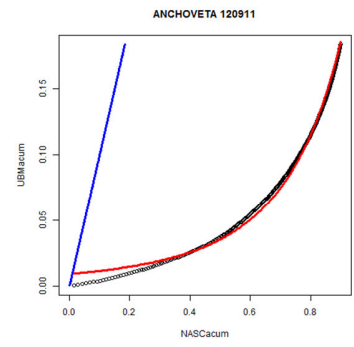
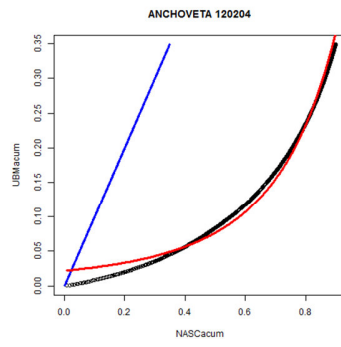
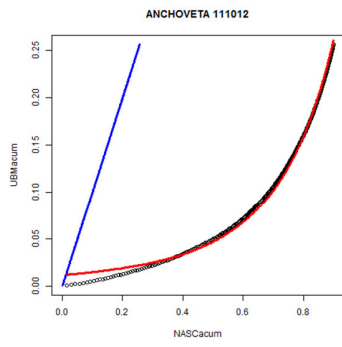
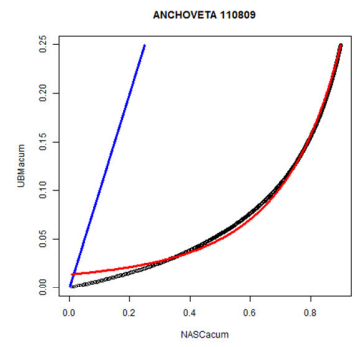
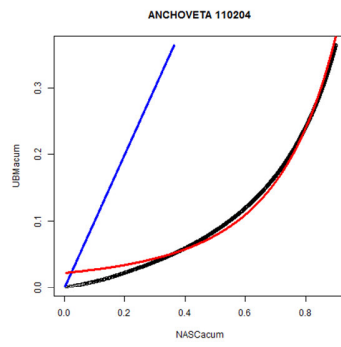
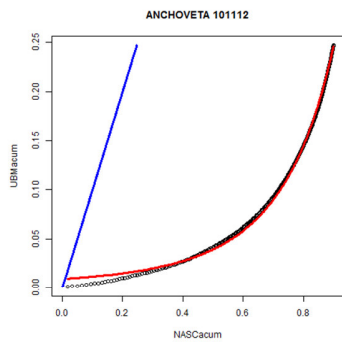


ANEXO 4: PERFILES DE CONCENTRACIÓN DE LA BIOMASA UTILIZADOS PARA CALCULAR EL ÍNDICE Ss DE LA ANCHOVETA POR CRUCERO. LOS PUNTOS VACÍOS SON LAS FRECUENCIAS OBSERVADAS, LA CURVA ROJA ES EL MODELO EXPONENCIAL FIJADO A DICHOS PUNTOS Y LA RECTA AZUL ES LA FUNCIÓN IDENTIDAD

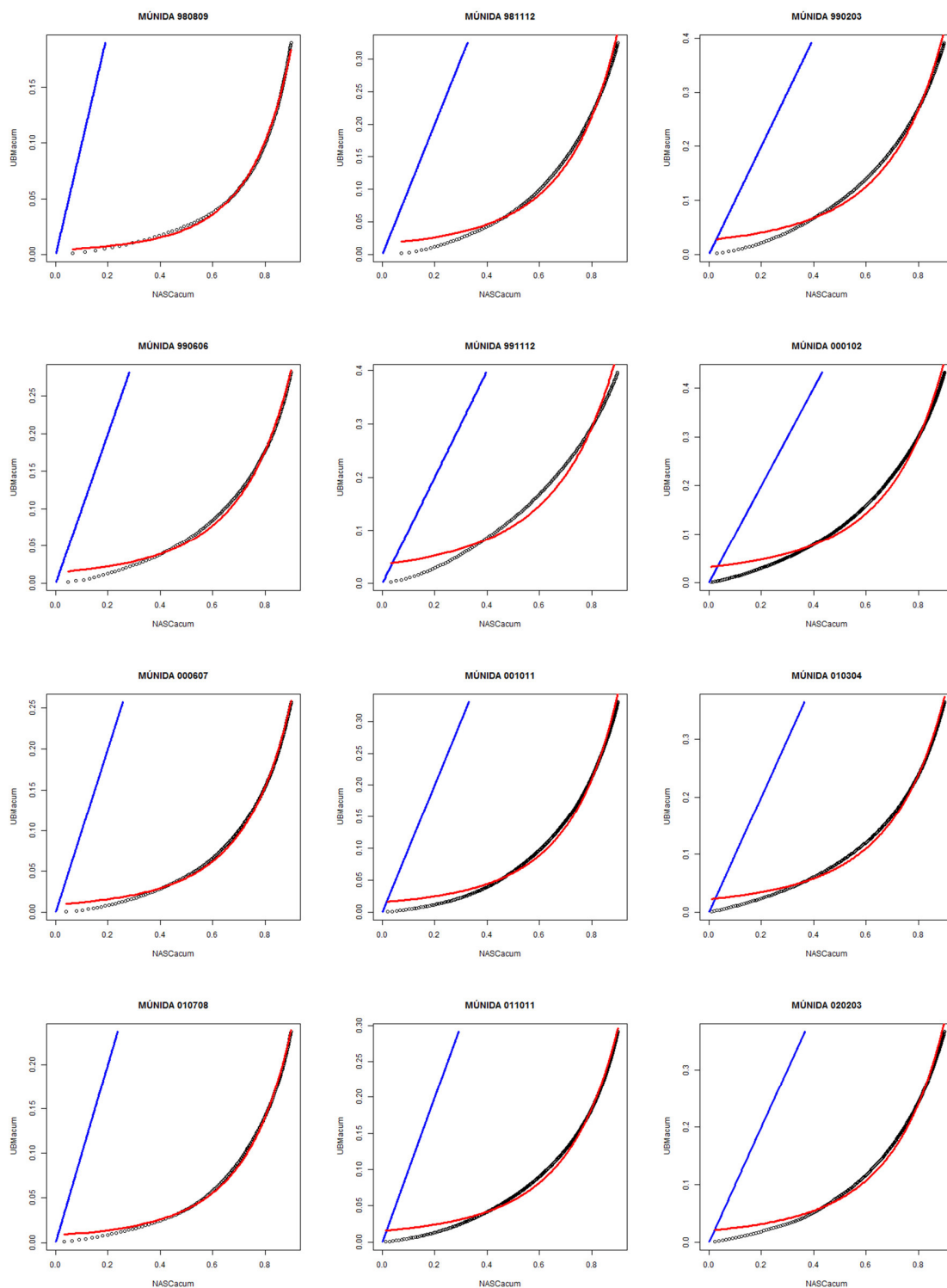


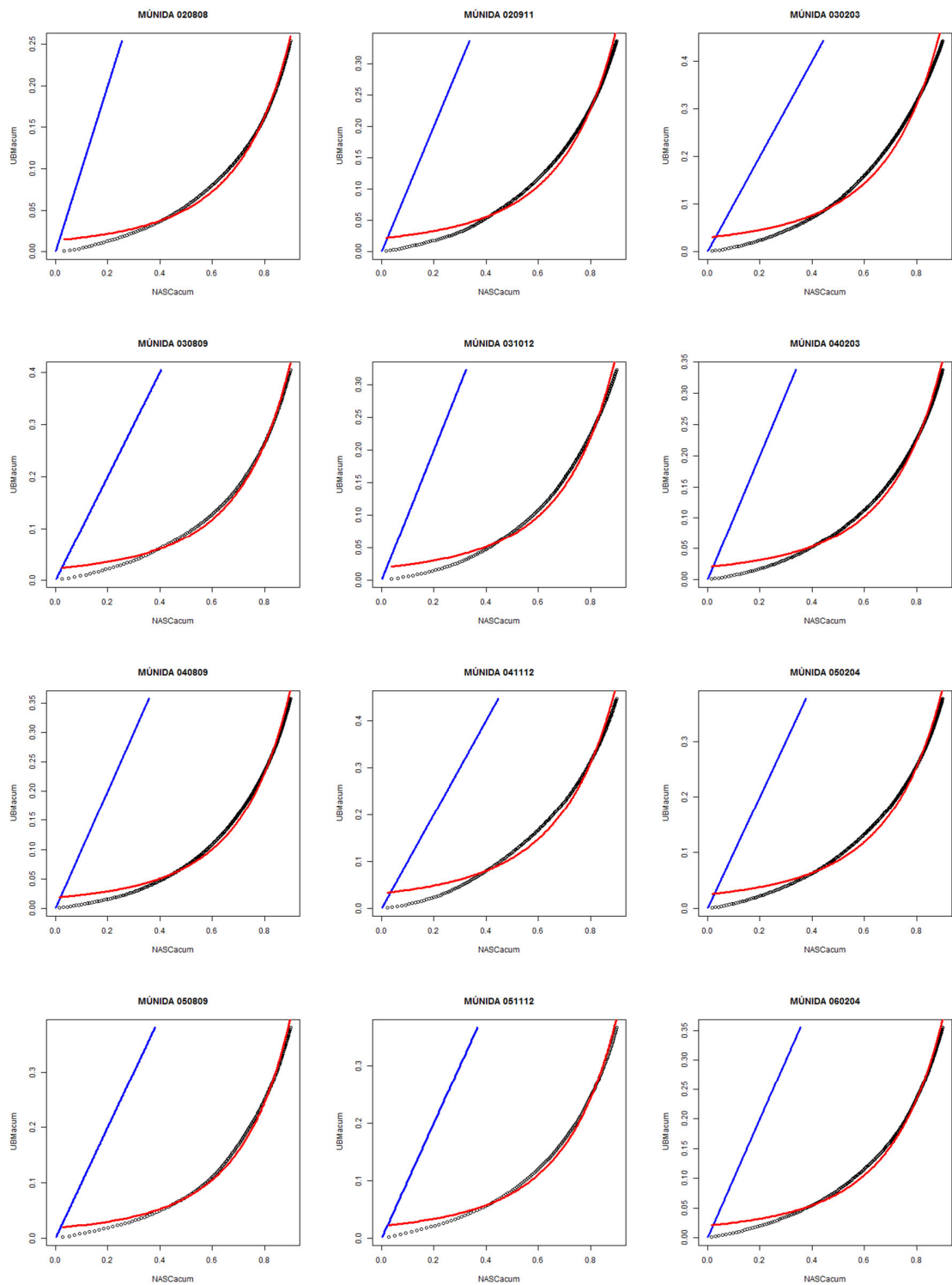


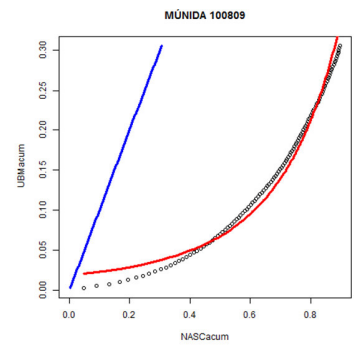
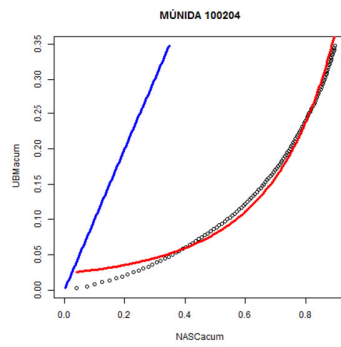
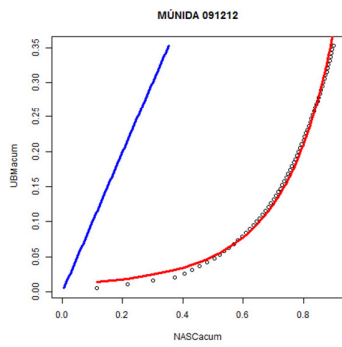
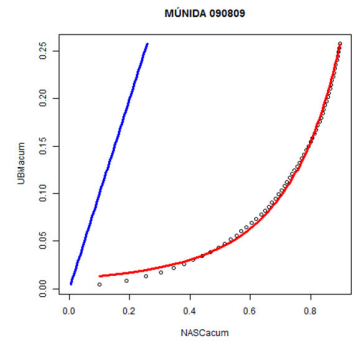
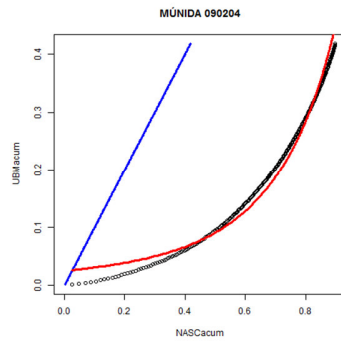
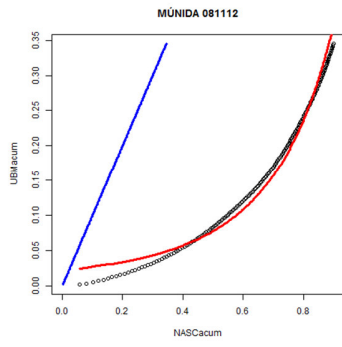
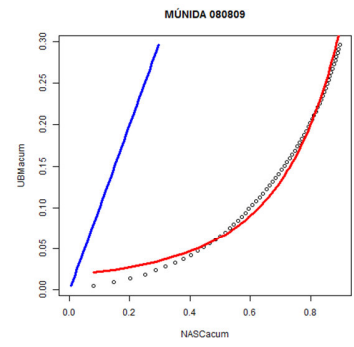
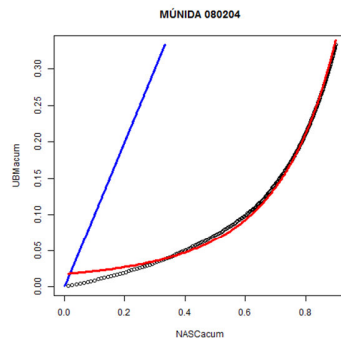
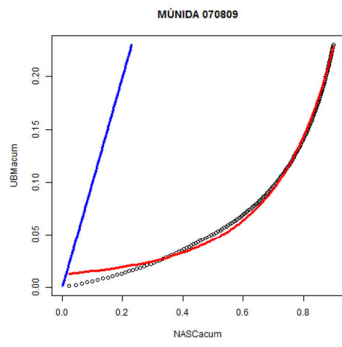
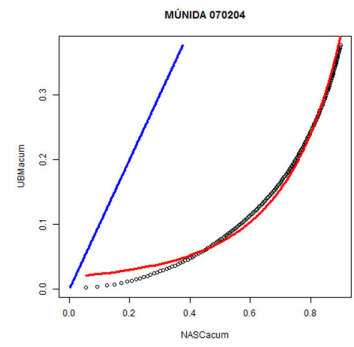
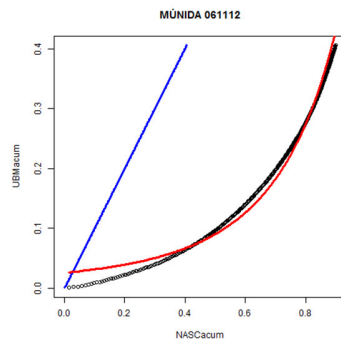
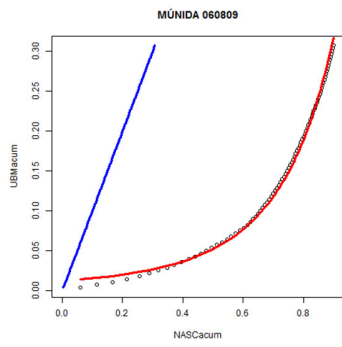


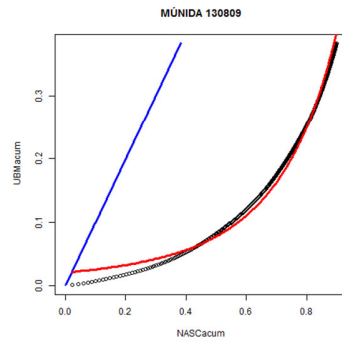
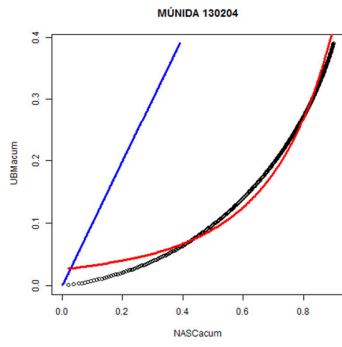
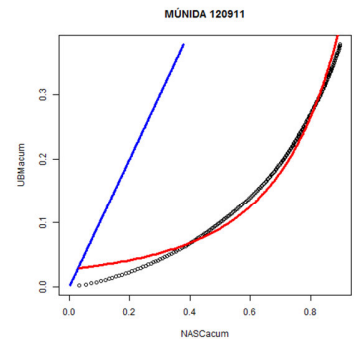
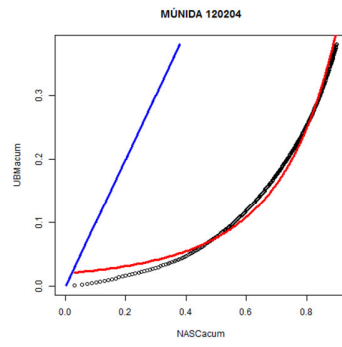
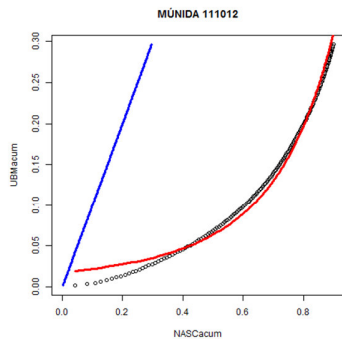
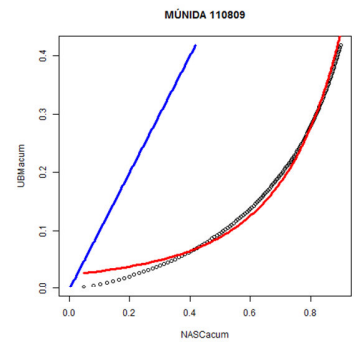
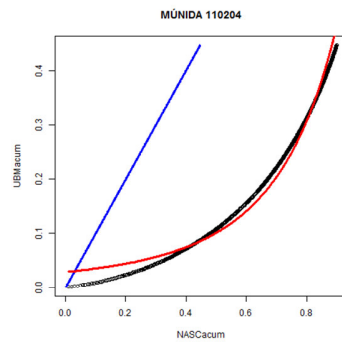
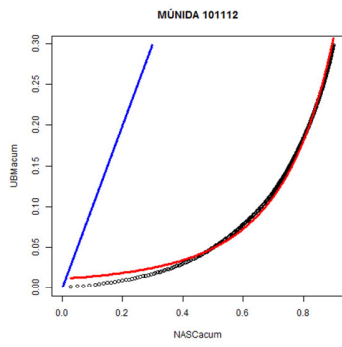


ANEXO 5: PERFILES DE CONCENTRACIÓN DE LA BIOMASA UTILIZADOS PARA CALCULAR EL ÍNDICE S_s DE LA MÚNIDA POR CRUCERO. VER DESCRIPCIÓN EN EL ANEXO 4.

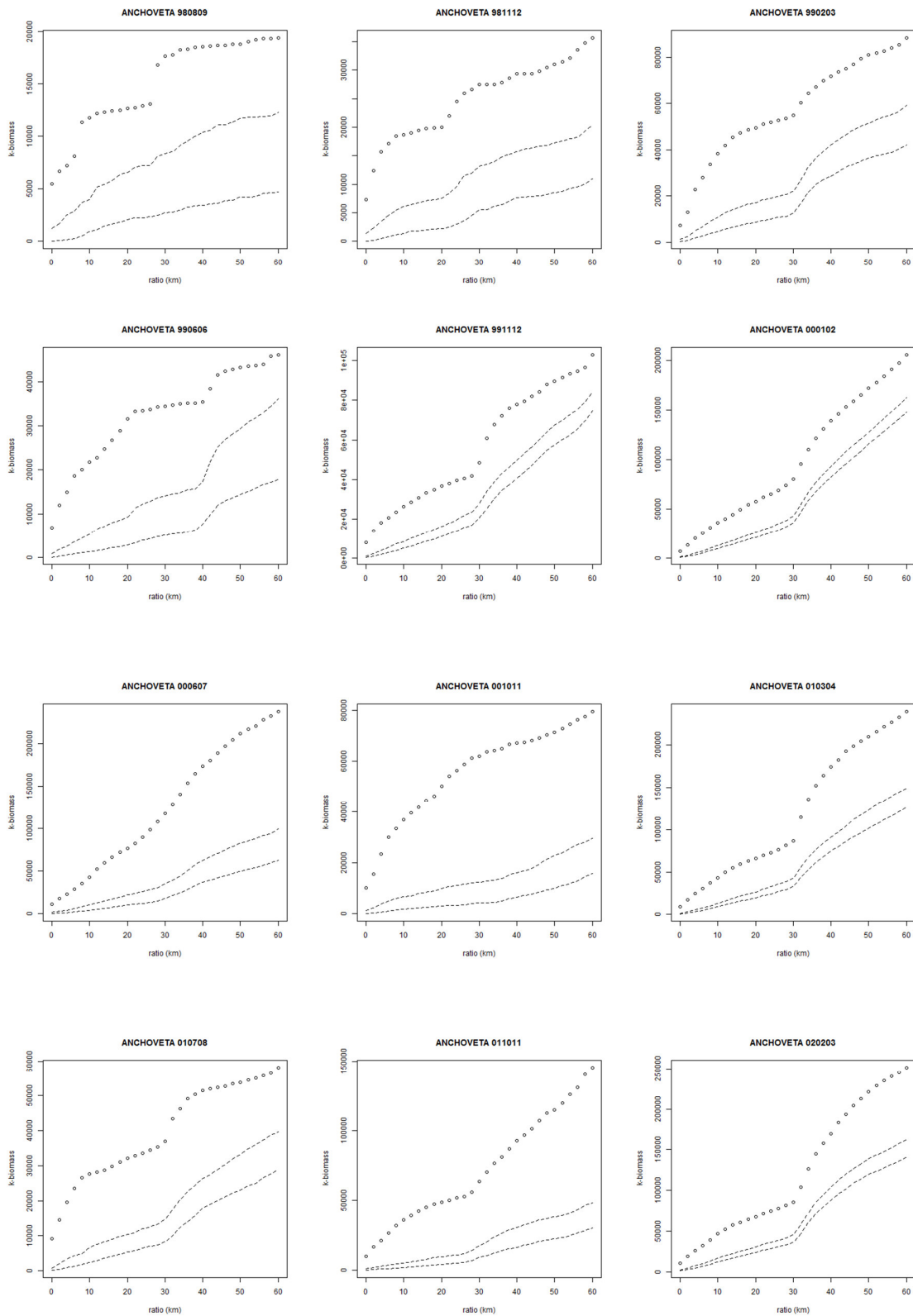


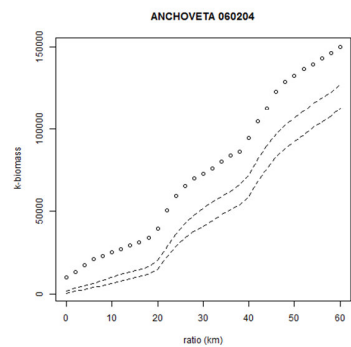
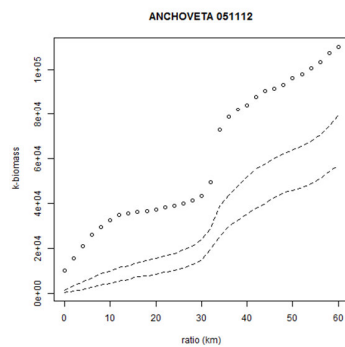
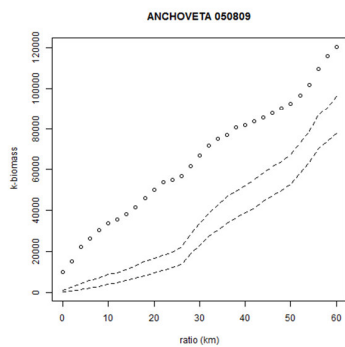
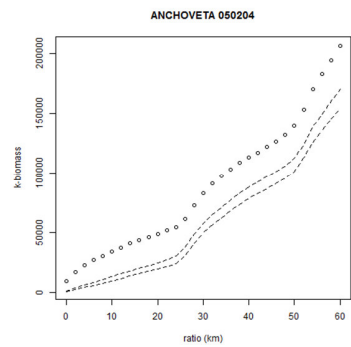
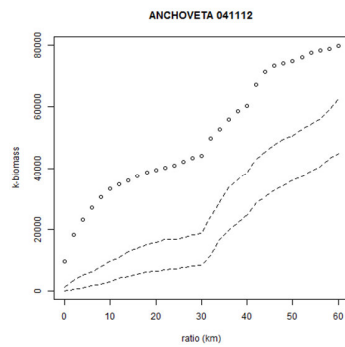
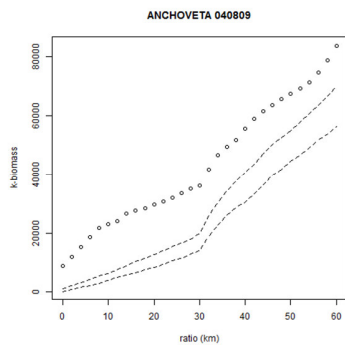
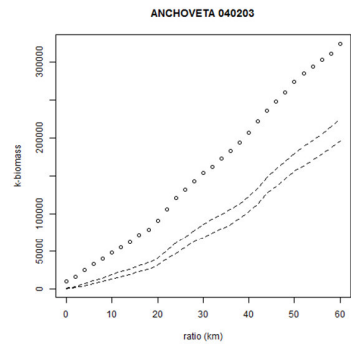
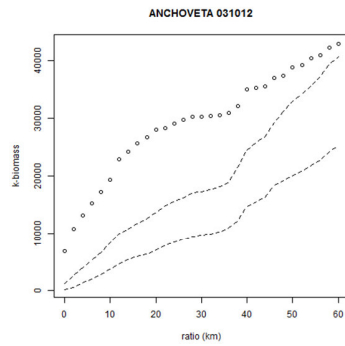
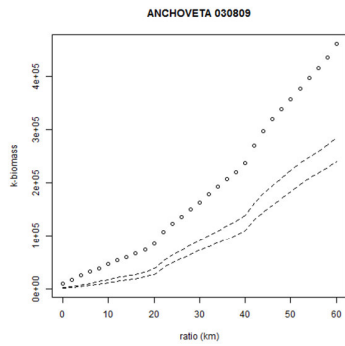
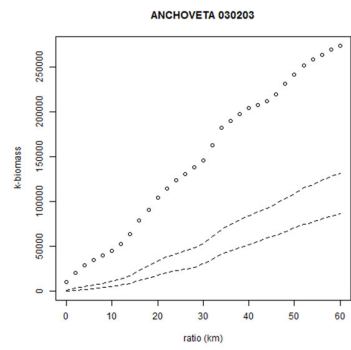
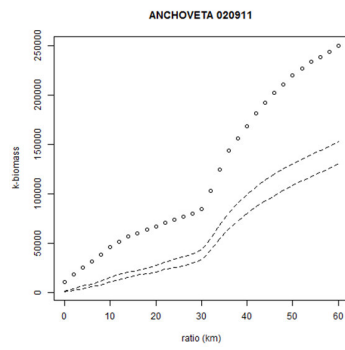
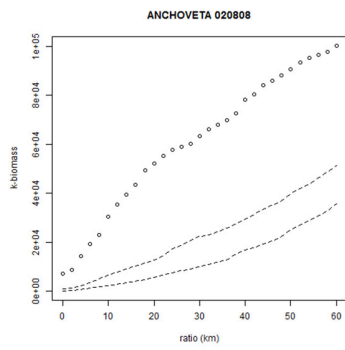


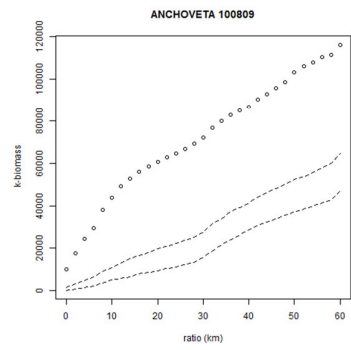
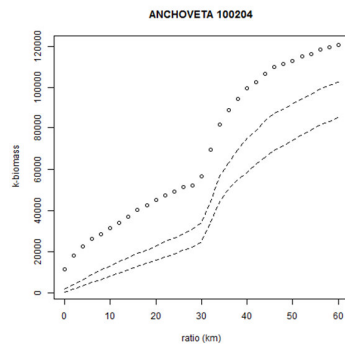
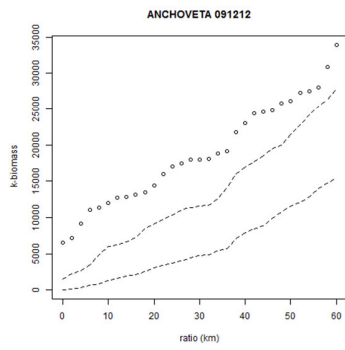
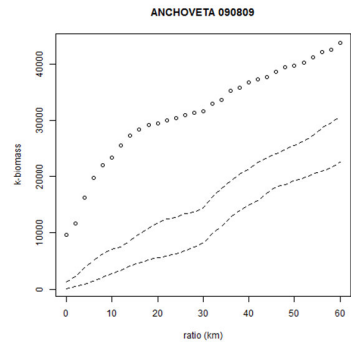
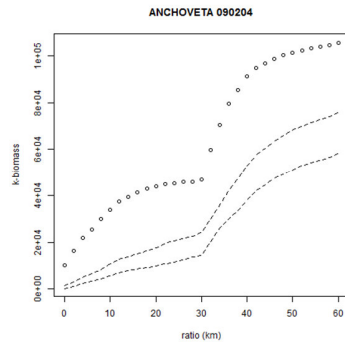
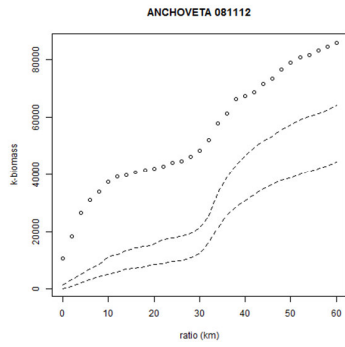
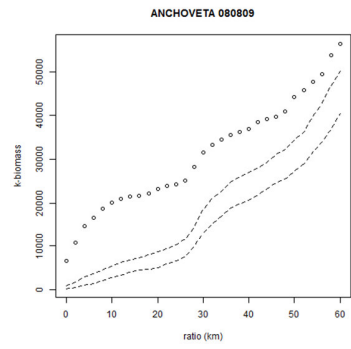
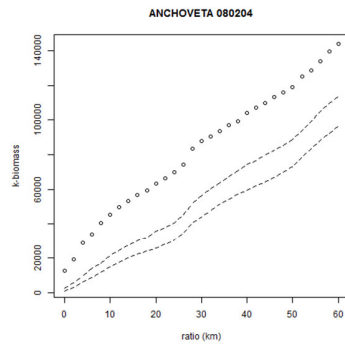
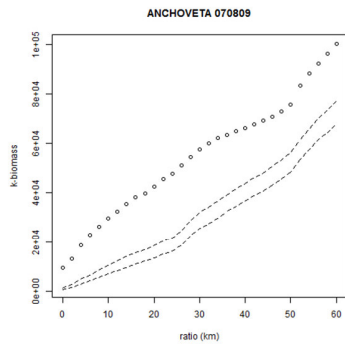
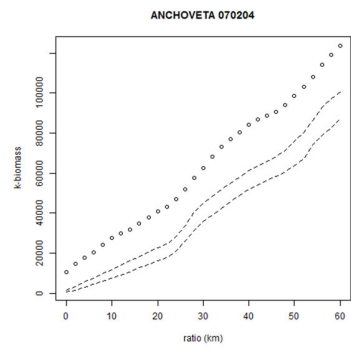
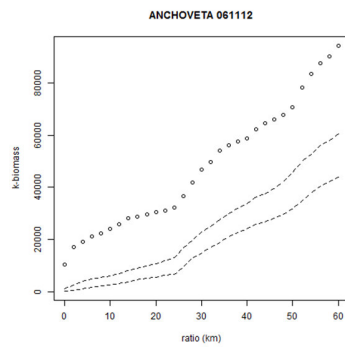
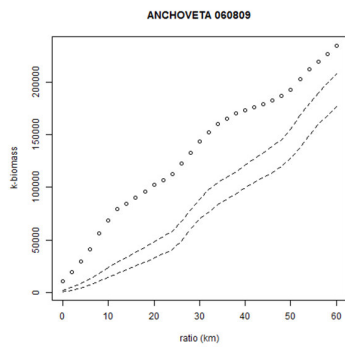


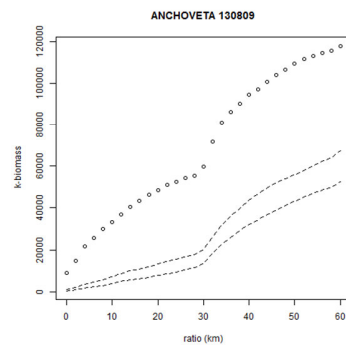
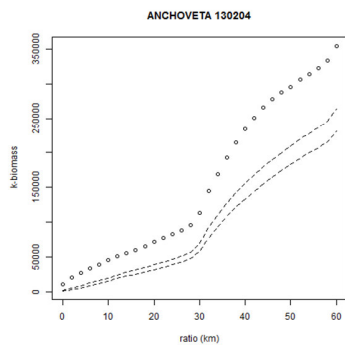
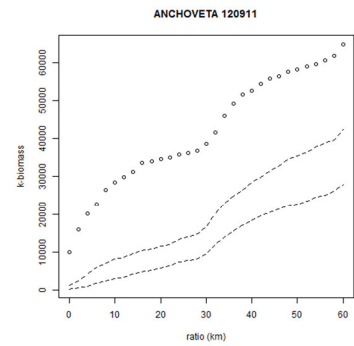
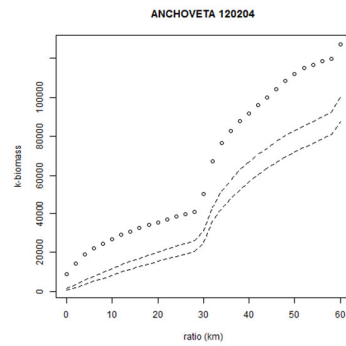
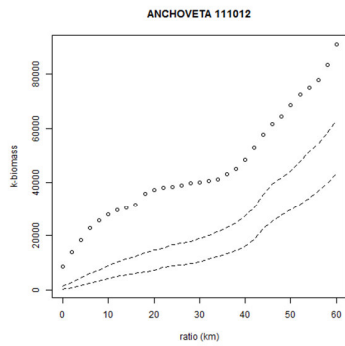
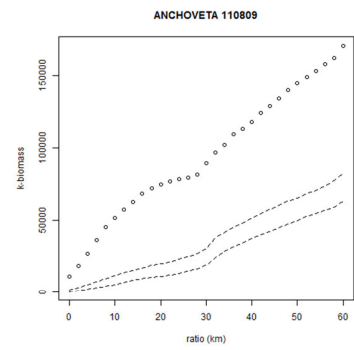
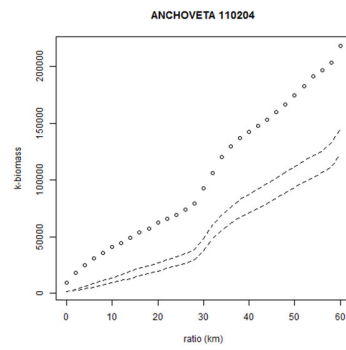
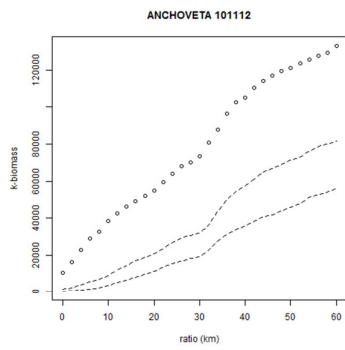


ANEXO 6: CURVAS K-EMPÍRICAS DE LA ANCHOVETA POR CRUCERO (CÍRCULOS VACÍOS). LA LÍNEA PUNTEADA INFERIOR ES EL CUANTIL 2.5 DE LAS 100 CURVAS K PRODUCTO DE 100 PERMUTACIONES DE LA POSICIÓN DE LOS NASC; LA LÍNEA PUNTEADA SUPERIOR, EL CUANTIL 97.5.

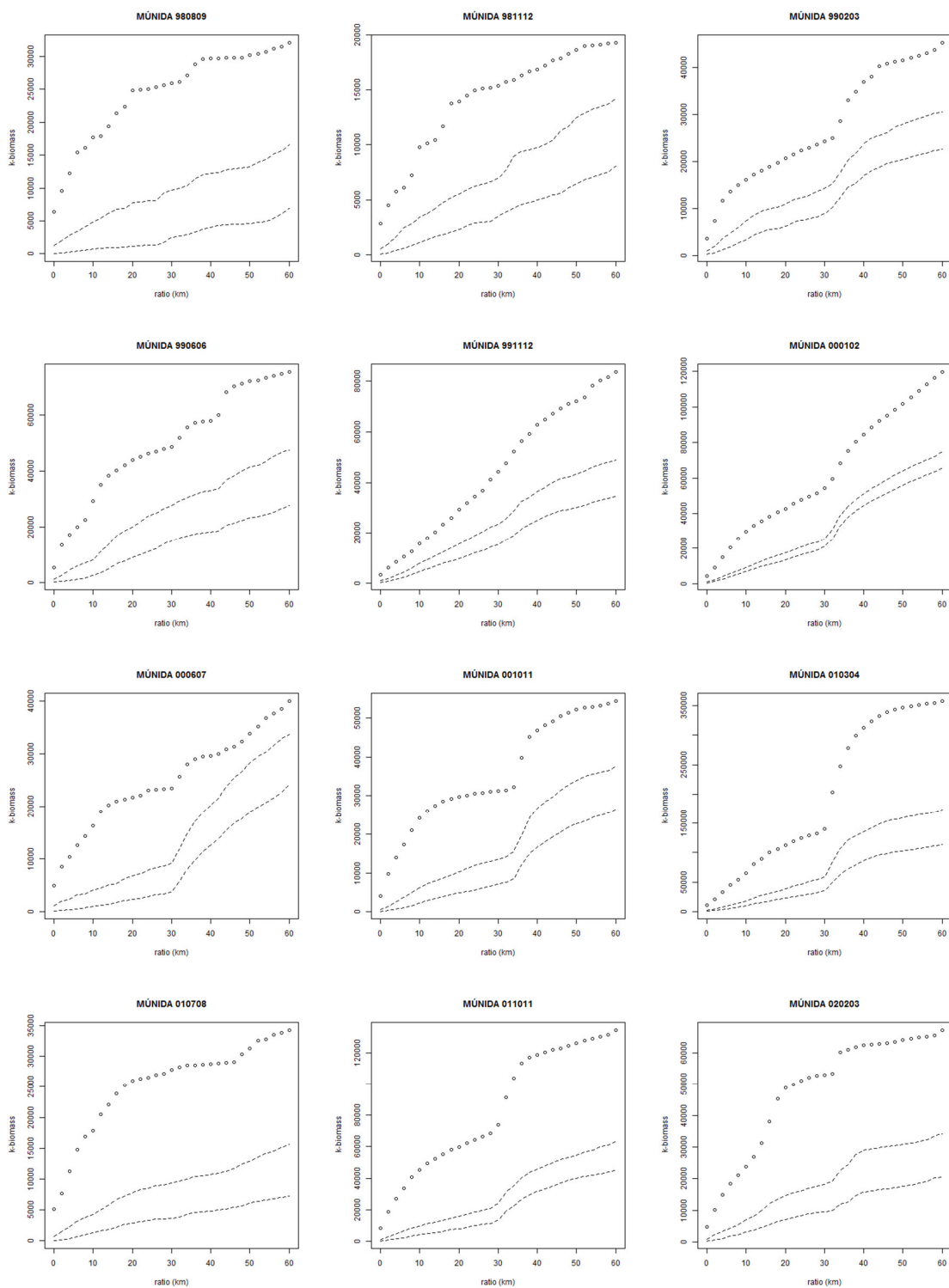


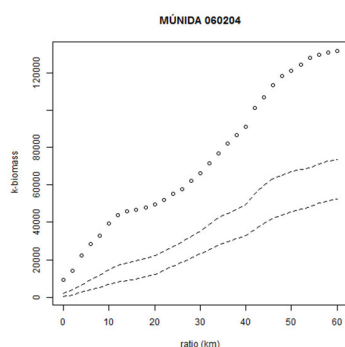
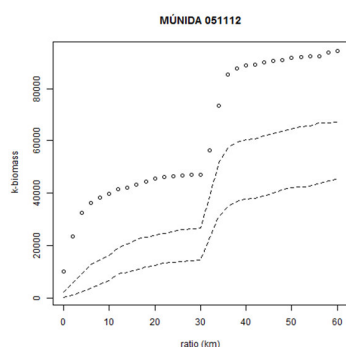
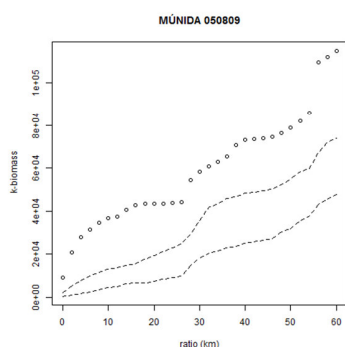
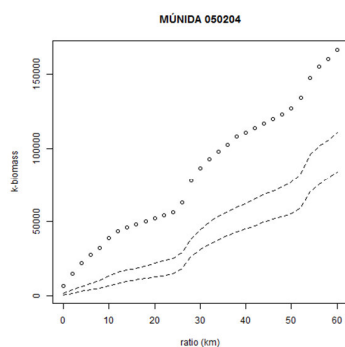
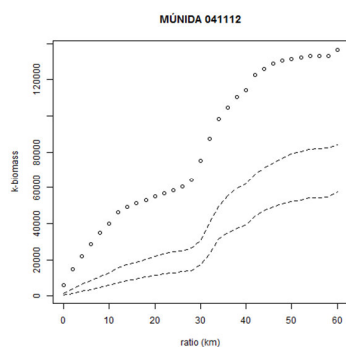
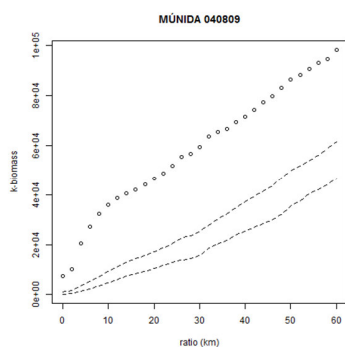
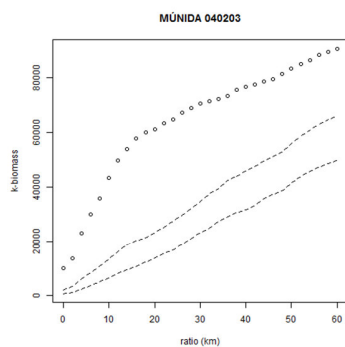
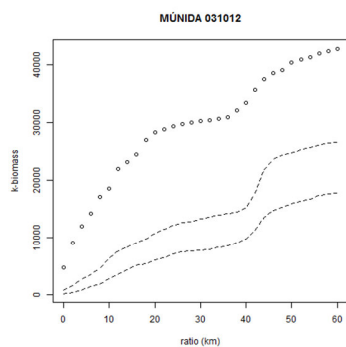
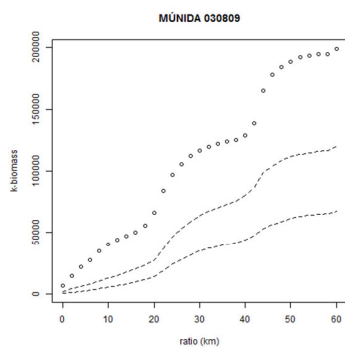
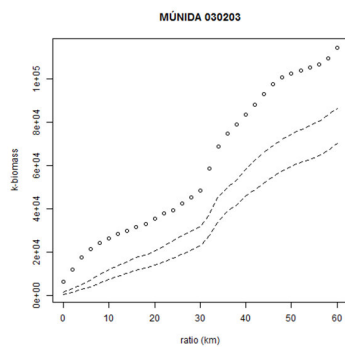
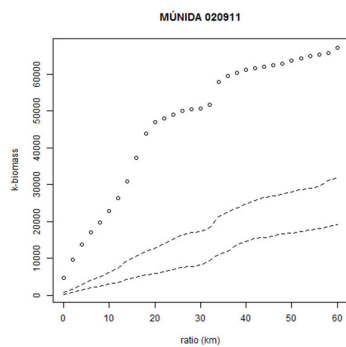
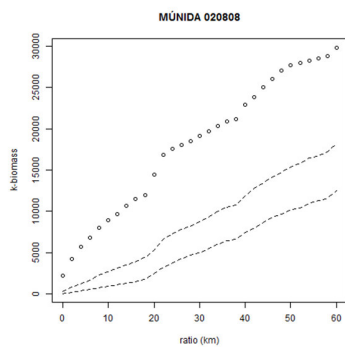


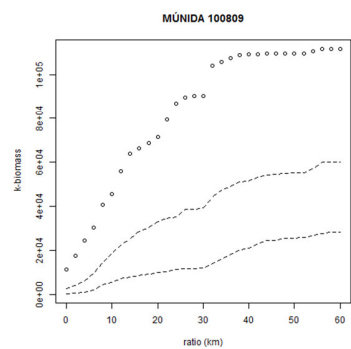
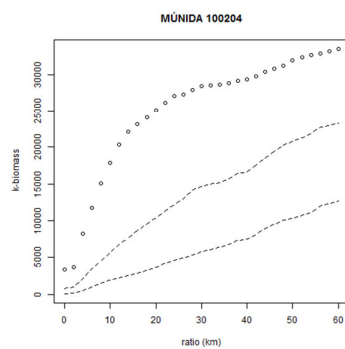
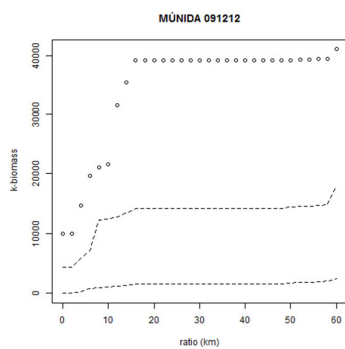
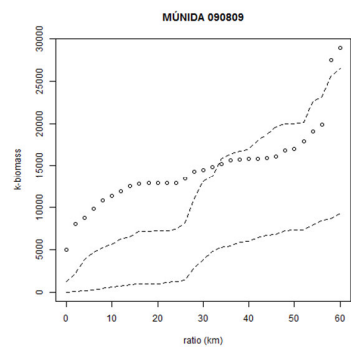
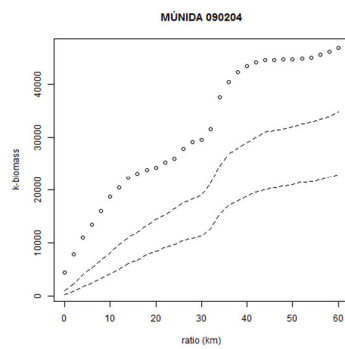
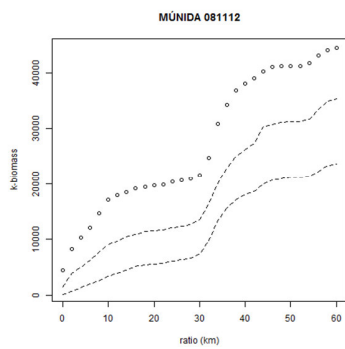
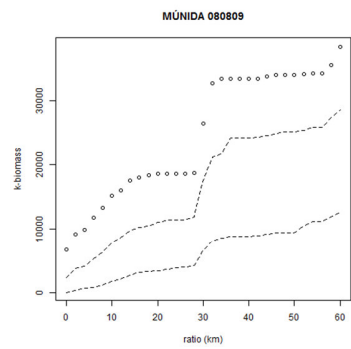
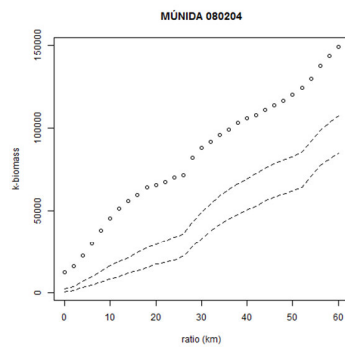
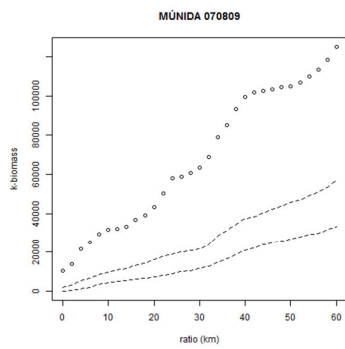
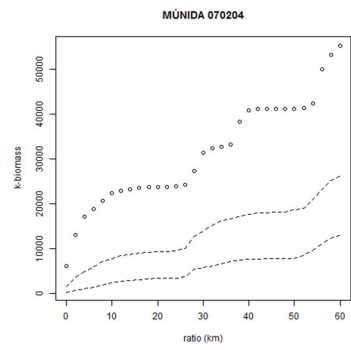
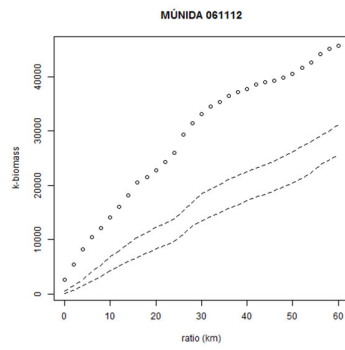
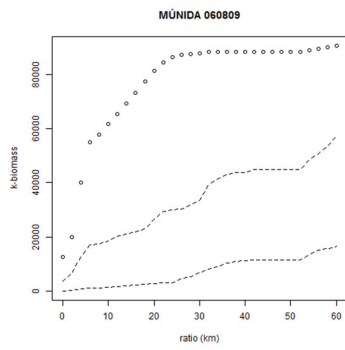


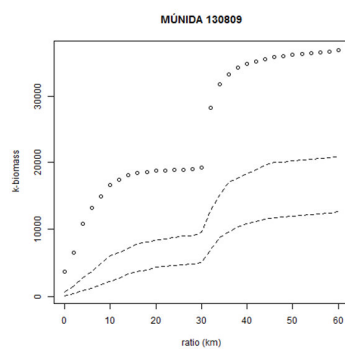
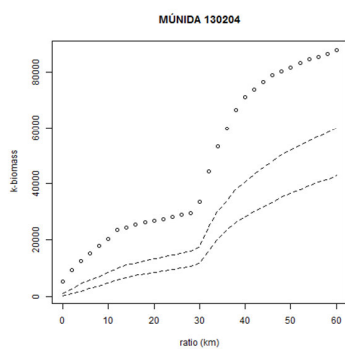
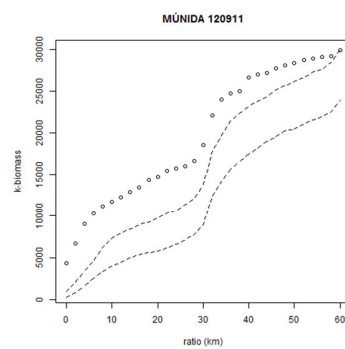
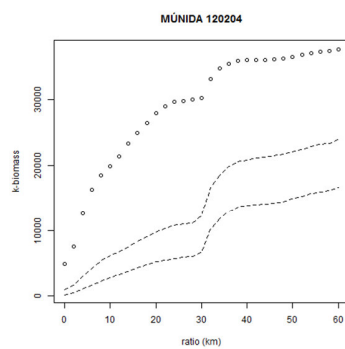
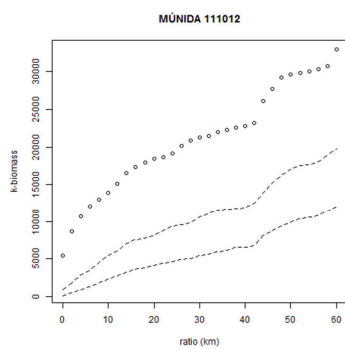
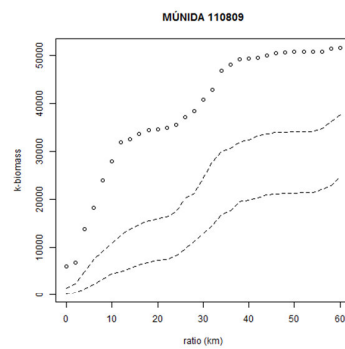
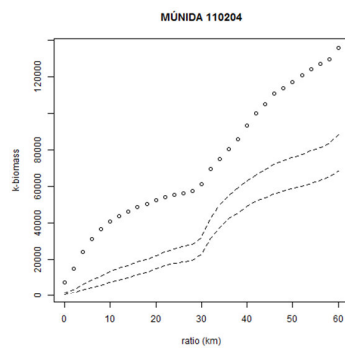
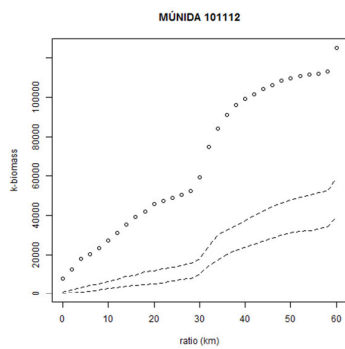


ANEXO 7: CURVAS K-EMPÍRICAS DE LA MÚNIDA POR CRUCERO. VER DESCRIPCIÓN EN EL ANEXO 6.









**ANEXO 8: ÍNDICES POBLACIONALES Y DE PREFERENCIA POR LAS MASAS DE AGUA DE LA ANCHOVETA
CALCULADOS POR CADA CRUCERO.**

CRUCERO	sA	AO	Ss	Clust	CGx	CGy	I	prefACF	prefASS	prefAMCS
Cr.980809	113956	0.1	23.55	0.47	-76.68	-13.02	9.96	2.47	0.46	0.1
Cr.981112	252211	0.25	18.02	0.53	-75.1	-14.48	16.36	1.25	0.06	0.69
Cr.990203	843114	0.18	15.01	0.49	-78.3	-10.31	9.47	1.27	0.89	0.54
Cr.990606	390924	0.34	22.55	0.51	-79.26	-9.38	8.98	1.67	0.49	1.49
Cr.991112	1358948.11	0.49	17.14	0.37	-78.83	-10.13	8.88	0.96	0.94	1.19
Cr.000102	3039532	0.41	13.85	0.35	-78.91	-9.92	12.18	1.57	0.12	0.78
Cr.000607	1204405.99	0.28	16.59	0.65	-78.81	-10.65	9.79	1.23	0.27	0.59
Cr.001011	836401.47	0.3	22.04	0.75	-78.79	-9.57	20.5	1.1	0.29	1.51
Cr.010304	2551907.75	0.32	14.63	0.47	-79.02	-9.25	10.37	1.27	0	0.7
Cr.010708	948365.76	0.25	20.32	0.53	-78.29	-10.62	14.42	1.16	0.26	0.97
Cr.011011	888862.98	0.19	21.62	0.71	-79.78	-8.08	18.14	1.72	0.04	0.16
Cr.020203	3163500.14	0.39	13.82	0.42	-77.78	-11.32	10.82	1.56	0.42	0.91
Cr.020808	660363.59	0.34	20.17	0.63	-79.54	-8.82	6.09	0.79	0.97	1.38
Cr.020911	3237835.55	0.24	14.07	0.45	-77.66	-11.47	12.19	1.15	1.2	0.56
Cr.030203	1335483.83	0.25	15.81	0.59	-79.67	-8.1	14.85	1.12	0.4	2.2
Cr.030809	2123279.61	0.29	14.08	0.42	-79.65	-8.55	3.19	1.67	0.79	0.19
Cr.031012	455790.29	0.08	17.05	0.34	-77.09	-11.43	34.36	2.34	0	1.37
Cr.040203	3317109.73	0.3	13.93	0.4	-78.43	-9.79	15.76	1.72	0.28	1
Cr.040809	1265819.31	0.41	17.22	0.33	-79.29	-9.37	7.83	1.06	0.92	1.16
Cr.041112	603879.2	0.36	17.24	0.44	-78.61	-10.06	9.78	1.02	0.09	2.05
Cr.050204	3080883.39	0.41	14.22	0.28	-78.2	-10.76	15.11	1.02	0.71	1.54
Cr.050809	1240740.03	0.35	19.1	0.41	-79.58	-9.07	9	1.39	0.56	0.99
Cr.051112	940058.38	0.3	18.23	0.43	-79.44	-8.57	7.18	1.95	0.1	1.12
Cr.060204	1928088.37	0.27	16.1	0.27	-78.57	-9.91	11.46	1.67	0.22	1.01
Cr.060809	1687171.8	0.3	14.66	0.32	-78.83	-9.7	4.91	1.17	0.79	1.14
Cr.061112	1059013.91	0.22	19.87	0.48	-78.29	-10.37	14.51	1.13	0.66	1.62
Cr.070204	1815785.47	0.22	16.71	0.3	-78.44	-9.91	19.7	0.89	0.88	1.59
Cr.070809	2422709.16	0.3	14.99	0.39	-77.83	-11.5	19.9	0.99	0.52	1.38
Cr.080204	2118534.55	0.13	13.14	0.33	-77.7	-10.96	18.12	1.01	0	0.71
Cr.080809	755998.63	0.36	19.15	0.36	-78.55	-10.34	8.94	1.87	0.81	1.09
Cr.081112	981106.26	0.15	18.44	0.43	-78.18	-10.81	8.12	1.76	0.13	1.13
Cr.090204	1200504.64	0.26	18.41	0.44	-77.73	-11.41	14.55	1.13	0.8	1.33
Cr.090809	592737.98	0.25	18.16	0.49	-78.52	-10.51	8.32	2.26	0.75	0.88
Cr.091212	198083.51	0.27	19.58	0.3	-77.15	-12.68	6.64	1.4	0.6	1.23
Cr.100204	1568193.18	0.24	15.42	0.3	-77.05	-12.06	14.76	1.6	0.55	1.57
Cr.100809	956449.21	0.33	18.69	0.57	-78.05	-11.09	7.53	1.09	0.58	0.83
Cr.101112	912957.52	0.32	21.06	0.5	-78.19	-11.03	12.51	1.17	0	0.69
Cr.110204	2707523.23	0.36	14.44	0.42	-78.7	-9.8	18.28	0.98	1.41	0.84
Cr.110809	1868046.03	0.42	16.13	0.61	-80.24	-8.89	10.77	0.76	2.01	0.94
Cr.111012	863321.99	0.23	18.11	0.46	-79.06	-9.56	12.88	1.32	0.38	0.66
Cr.120204	1692419	0.26	14.35	0.32	-78.01	-10.89	13.08	1.5	0.02	0.83
Cr.120911	962920.43	0.31	17.77	0.51	-77.1	-11.79	23.54	1.26	0.43	1.24
Cr.130204	3545700.15	0.3	11.92	0.33	-79.55	-9.05	7.75	1.75	0.04	1.04
Cr.130809	1985469.69	0.47	18.35	0.57	-77.7	-11.44	21.96	1.44	0.64	0.45

**ANEXO 9: ÍNDICES POBLACIONALES Y DE PREFERENCIA POR LAS MASAS DE AGUA DE LA MÚNIDA
CALCULADOS POR CADA CRUCERO.**

CRUCERO	sA	AO	Ss	Clust	CGx	CGy	I	prefACF	prefASS	prefAMCS
Cr.980809	156938	0.1	28.5	0.62	-73.36	-16.7	5.78	2.92	0.11	0.63
Cr.981112	125585	0.19	16.69	0.46	-74.77	-15.03	8.25	1.28	0.06	0.07
Cr.990203	243094	0.09	13.48	0.39	-74.33	-15.33	11.45	1.39	0.73	0.16
Cr.990606	238003	0.15	16.7	0.47	-77.24	-12.23	1.73	0.36	0.58	3.35
Cr.991112	232788.67	0.09	11.23	0.43	-78.22	-11.5	5.18	1.17	0.6	1.41
Cr.000102	1046083	0.18	12.52	0.45	-77.11	-11.92	17.84	1.63	0.04	0.18
Cr.000607	240104.06	0.13	20.37	0.42	-76.43	-14.3	4.57	1.21	0.8	0.4
Cr.001011	428370.8	0.2	17.54	0.49	-77.56	-11.49	12.2	1.09	0.73	1.23
Cr.010304	1327279.31	0.11	14.16	0.57	-77.47	-11.32	13.42	1.21	0	0.62
Cr.010708	229864.18	0.1	21.65	0.65	-76.72	-12.61	11.11	1.43	0	0.45
Cr.011011	1074122.8	0.11	16.25	0.63	-77.91	-10.69	20.25	1.65	0.08	0.25
Cr.020203	413525.43	0.14	15.42	0.59	-76.84	-12.57	7.28	2	0	0.79
Cr.020808	164841.25	0.22	16.27	0.51	-78.23	-10.42	2.61	0.79	1.61	0.37
Cr.020911	482582.7	0.1	14.35	0.62	-76.75	-12.93	7.07	1.46	0.25	0.05
Cr.030203	744258.71	0.12	13.42	0.33	-77.23	-11.92	7.28	1.67	0.12	1.87
Cr.030809	367835.88	0.07	15.03	0.45	-79.46	-8.44	3.91	1.95	0	0.03
Cr.031012	275535.43	0.07	15.27	0.51	-77.98	-10.42	10.71	2.54	0	0.96
Cr.040203	1069906.01	0.12	14.77	0.46	-75.62	-13.52	19.83	1.86	0.17	0.86
Cr.040809	734581.23	0.22	16.37	0.52	-78.7	-9.98	8	1.36	0.28	1.88
Cr.041112	495314.98	0.23	12.59	0.48	-78.68	-9.7	5.25	1.48	0.02	0.19
Cr.050204	857642.67	0.14	13.61	0.45	-77.96	-10.91	7.42	1.7	0.08	1.32
Cr.050809	478180.14	0.09	16.71	0.41	-78.47	-10.25	9.62	1.66	0.44	0.66
Cr.051112	517302.1	0.11	14.68	0.38	-78.51	-10	4.61	2.48	0	0.56
Cr.060204	879256.23	0.11	14.99	0.48	-76.82	-12.78	8.83	1.6	0.21	1.31
Cr.060809	231512.98	0.06	19.58	0.57	-77.29	-11.93	1.95	0.62	0.44	1.89
Cr.061112	308761.34	0.11	13.92	0.41	-75.56	-14.15	10.7	2.65	0.01	0.48
Cr.070204	245633.88	0.06	16.61	0.57	-75.56	-14.53	6.23	1.72	0.63	1.08
Cr.070809	637646.78	0.09	16.58	0.61	-77.35	-12.07	12.55	1.4	0.09	0.52
Cr.080204	1136558.1	0.09	16.06	0.4	-75.94	-14.04	6.65	1.76	0	0.57
Cr.080809	100629.63	0.04	15.35	0.33	-76.82	-13.11	2.83	2.96	0.13	2.52
Cr.081112	241234.75	0.06	14.38	0.32	-78.02	-10.98	7.13	1.52	0.36	1.37
Cr.090204	318302.93	0.1	14.53	0.35	-77.63	-11.51	16.68	1.14	1.6	1.03
Cr.090809	53201.43	0.06	19.98	0.13	-77.33	-12.27	6.53	4.14	0.2	1.04
Cr.091212	92254.2	0.07	23.76	0.62	-75.91	-14.39	2.86	2.97	0.01	0.42
Cr.100204	137759.73	0.07	13.75	0.47	-74.86	-15	7.53	1.67	0.58	1.51
Cr.100809	319367.44	0.08	15.32	0.54	-77.77	-11.27	5.68	1.3	0	0
Cr.101112	537005.59	0.25	20.39	0.63	-79.1	-9.23	10.45	1.27	0	0.03
Cr.110204	1319760.38	0.21	13.66	0.42	-77.15	-12.18	14.72	1.47	0.56	0.65
Cr.110809	272486.41	0.08	14.45	0.41	-78.14	-10.82	10.97	1.44	0	0.11
Cr.111012	265397.26	0.09	15.16	0.49	-77.04	-12.35	12.35	1.67	0	0.02
Cr.120204	338435.7	0.11	15.98	0.51	-76.62	-12.82	13.46	1.56	0	1.29
Cr.120911	316553.67	0.1	13.11	0.19	-75.99	-13.42	14.93	1.92	0.16	0.58
Cr.130204	585297.53	0.15	13.5	0.42	-77.59	-11.28	13.48	1.87	0.53	0.59
Cr.130809	293436.27	0.11	15.58	0.5	-77.12	-11.92	19.64	1.79	0	0.16

**ANEXO 10: ÍNDICE GLOBAL DE COLOCACIÓN E INDICADORES DE LA DINÁMICA DE LAS MASAS DE AGUA
CALCULADOS POR CADA CRUCERO.**

CRUCERO	IGC	AO_ACF	AO_ASS	AO_AMCS	DC_ACF	DC_ASS	DC_AMCS
Cr.980809	0.76	0.28	0.06	0.65	47.94	78.92	90.91
Cr.981112	0.97	0.73	0.11	0.16	27.49	53.31	62.08
Cr.990203	0.77	0.67	0.07	0.08	57.84	99.83	103.46
Cr.990606	0.75	0.28	0.17	0.54	41.46	68.79	116.69
Cr.991112	0.9	0.42	0.2	0.38	32.13	68.42	104.1
Cr.000102	0.92	0.5	0.09	0.26	58.86	92.37	103.7
Cr.000607	0.77	0.69	0.21	0.1	66.32	107.98	108.76
Cr.001011	0.93	0.55	0.17	0.26	61.76	79.25	98.63
Cr.010304	0.9	0.62	0.05	0.08	78.11	98.63	118.87
Cr.010708	0.91	0.62	0.27	0.11	64.46	110.83	133.34
Cr.011011	0.92	0.56	0.16	0.26	106.38	196.61	196.04
Cr.020203	0.92	0.41	0.2	0.09	47.21	58.39	88.8
Cr.020808	0.81	0.32	0.25	0.4	42.19	72.23	83.6
Cr.020911	0.92	0.66	0.15	0.13	96.03	132.02	138.73
Cr.030203	0.83	0.36	0.19	0.35	42.48	49.94	94.14
Cr.030809	0.97	0.51	0.1	0.1	63.07	99.65	94.06
Cr.031012	0.97	0.33	0.16	0.47	93.47	116.37	179.04
Cr.040203	0.88	0.42	0.17	0.33	38.86	50.85	92.08
Cr.040809	0.95	0.44	0.16	0.37	45.95	78.78	116.74
Cr.041112	0.98	0.65	0.15	0.19	31.84	65.73	72.87
Cr.050204	0.99	0.4	0.22	0.36	45.47	55.63	97.21
Cr.050809	0.92	0.43	0.2	0.37	45.1	87.18	115.01
Cr.051112	0.87	0.34	0.26	0.39	30.14	67.26	117.53
Cr.060204	0.86	0.22	0.41	0.17	26.71	57.37	102.94
Cr.060809	0.72	0.23	0.36	0.4	31.11	56.49	76.74
Cr.061112	0.84	0.34	0.2	0.44	46.81	69.71	116.89
Cr.070204	0.83	0.24	0.18	0.57	45.78	47.53	83.95
Cr.070809	0.98	0.63	0.2	0.15	71.96	88.39	131.17
Cr.080204	0.87	0.42	0.11	0	74.42	63.96	90.85
Cr.080809	0.78	0.13	0.21	0.65	34.45	58.46	79.44
Cr.081112	0.99	0.41	0.19	0.32	69.34	92.27	188.24
Cr.090204	1	0.64	0.15	0.07	48.66	64.28	83.54
Cr.090809	0.87	0.14	0.29	0.57	27.13	49.59	85.49
Cr.091212	0.82	0.3	0.25	0.45	22.01	41.37	71.07
Cr.100204	0.86	0.25	0.15	0.58	32.69	30.83	66
Cr.100809	0.98	0.77	0.12	0.11	68.88	114.47	112.08
Cr.101112	0.92	0.78	0.08	0.02	58.94	93.91	125.45
Cr.110204	0.92	0.42	0.16	0.23	48.1	55.02	81.86
Cr.110809	0.88	0.68	0.15	0.17	71.16	117.12	137.33
Cr.111012	0.88	0.6	0.16	0.19	52.13	115.52	133.03
Cr.120204	0.92	0.53	0.12	0.12	57.76	49.72	91.45
Cr.120911	0.95	0.37	0.28	0.34	42.78	56.51	85.84
Cr.130204	0.88	0.42	0.14	0.24	55.44	92.97	71.44
Cr.130809	0.98	0.53	0.21	0.21	52.37	109.72	117.09